

**University of Groningen**

## **Vestibulaire en optokinetische nystagmus bij de duif**

van der Meulen, Pieter

**IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.**

*Document Version*

Publisher's PDF, also known as Version of record

*Publication date:*

1950

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

*Citation for published version (APA):*

van der Meulen, P. (1950). *Vestibulaire en optokinetische nystagmus bij de duif*. [, Rijksuniversiteit Groningen]. [S.n.].

### **Copyright**

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

### **Take-down policy**

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

*Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.*

**VESTIBULAIRE EN  
OPTOKINETISCHE NYSTAGMUS  
BIJ DE DUIF**

**P. VAN DER MEULEN**

VESTIBULAIRE EN OPTOKINETISCHE  
NYSTAGMUS BIJ DE DUIF

## STELLINGEN.

### I.

Bij dragers van typhusbacillen denke men als mogelijke oorzaak aan chronische ulceratieve processen in de darm.

### II.

Bij kyphoscoliose wordt de pijn in de flank vaak veroorzaakt door druk van de 12e rib op de darmbeenkam, zodat lijders aan deze pijn geholpen kunnen worden door deze rib met periost te verwijderen.

### III.

Bij kraamvrouwen, die kunstmatig verlost worden, verdient lumbale verdoving de voorkeur, speciaal daar, waar verwacht kan worden, dat het kind door de op gang zijnde partus heeft geleden.

### IV.

Bij organische hypoglycaemie, veroorzaakt door hyperplasie of adenoom van de cellen van LANGERHANS, verdient operatie de voorkeur boven conservatieve therapie.

### V.

Voor de diagnostiek van de acute „lupus erythematodes” kan het verdelen van de zgn. „LE cel” in het beenmerg van groot belang zijn.

### VI.

De bepaling van het prothrombinegehalte van het plasma volgens STERNBERGER verdient de voorkeur boven de tot nu toe gebruikelijke methoden.

## VII.

Bij de keuring voor betrekkingen behoort als maatstaf genomen te worden de geschiktheid van de candidaat voor de werkzaamheden verbonden aan de door hem geambieerde betrekking en het uitsluiten van gevaar voor de omgeving. Het financiële risico voor pensioenfondsen mag hierbij geen rol spelen.

## VIII.

Voor patienten, bij wie lobectomie is geschied, dient inenting met BCG en pertussis vaccin tot de nabehandeling te behoren, zolang althans deze prophylaxe niet voor de operatie is gebeurd.

## IX.

In gevallen van degeneratio retinae pigmentosa beproeven men een behandeling met placenta implantatie.

## X.

Het begrip ongeval dient uit de sociale wetgeving te verdwijnen.

## XI.

Het verdient aanbeveling, dat het consultatiebureau voor tuberculose niet uitgroeit tot een consultatiebureau voor longziekten.

## XII.

Onderscheid dient te worden gemaakt tussen de microcephalia vera en de pseudo-microcephalie, welke laatste een traumatische genese kan hebben.

## XIII.

*Tuberculosis pulmonum* is niet in alle omstandigheden een contra-indicatie tegen de electro-shockkuur.

# VESTIBULAIRE EN OPTOKINETISCHE NYSTAGMUS BIJ DE DUIF

P R O E F S C H R I F T  
TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD VAN  
DOCTOR IN DE GENEESKUNDE AAN DE  
RIJKS-UNIVERSITEIT TE GRONINGEN, OP  
GEZAG VAN DE RECTOR-MAGNIFICUS  
DR. TH. C. VAN STOCKUM, HOOGLERAAR IN  
DE FACULTEIT DER LETTEREN EN WIJS-  
BEGEERTE, TEGEN DE BEDENKINGEN VAN  
DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE TE  
VERDEDIGEN OP WOENSDAG 14 JUNI 1950  
DES NAMIDDAGS TE 4 UUR

DOOR

PIETER VAN DER MEULEN  
GEBOREN TE NUMANSDORP

TE ASSEN BIJ  
VAN GORCUM & COMP. N.V. (G. A. HAK & Drs H. J. PRAKKE)



*Aan mijn Moeder.*

*Aan de nagedachtenis  
van mijn Vader.*





## VOORWOORD.

Bij het verschijnen van dit proefschrift maak ik gaarne van de gelegenheid gebruik een woord van dank te richten tot U, Hoogleraren, Oud-Hoogleraren en Docenten van de Medische Faculteit te Groningen voor het onderwijs, dat ik van U mocht ontvangen.

Wel bijzondere verplichtingen heb ik aan U, Hooggeleerde HUIZINGA, hooggeachte Promotor, Uw veelzijdige en grondige kennis, Uw grote werklust en Uw wel zeer bijzondere vaardigheid hebben mij steeds met diep respect vervuld. Zeer erkentelijk ben ik U voor de steun, die ik mocht ontvangen bij het bewerken van dit proefschrift.

Met eerbied denk ik aan Professor BENJAMINS, aan wie ik ook zeer veel te danken heb.

Zeer geachte Mej. DE GROOT, U breng ik dank voor het typen van het manuscript en de grote belangstelling, die U getoond hebt bij de tot stand koming van dit werk.

Zeer geachte VOLCKMANN, Uw bedrevenheid zowel op technisch als op fotografisch gebied was mij van veel nut. Ontvang hiervoor mijn warme dank.

Ook U, waarde KUTTERT, wil ik hierbij betrekken. Steeds vond ik U bereid, mij bij het onderzoek van dienst te zijn.

Tenslotte dank ik allen, die aan de tot stand koming van dit proefschrift hebben medegewerkt.

## INHOUD

Inleiding . . . . .	9
Hoofdstuk I. Historisch overzicht . . . . .	11
Hoofdstuk II. De draaireactie bij de duif . . . . .	22
Hoofdstuk III. De optokinetische nystagmus . . . . .	27
Hoofdstuk IV. Proefopstelling . . . . .	35
Hoofdstuk V. Eigen onderzoekingen over de draaireactie bij normale duiven . . . . .	41
Hoofdstuk VI. Draaireactie bij gedecerebreerde duiven . . . . .	50
Hoofdstuk VII. Draaireactie uitgaande van één zijde. . . . .	54
Hoofdstuk VIII. Eigen onderzoekingen over de optokinetische nystagmus . . . . .	62
Samenvatting . . . . .	68
Summary . . . . .	71
Résumé . . . . .	74
Zusammenfassung . . . . .	77
Literatuur . . . . .	80

## INLEIDING

De aanleiding tot dit proefschrift was het onderzoek van MOWRER over de draaireacties bij de duif. Door hem werd een methode aangegeven, waardoor het mogelijk is om de kopnystagmus bij de duif te registreren. Deze methode gaf ook hier zeer fraaie resultaten.

Onder en na het draaien zijn verschillende combinaties van een vestibulaire en een optokinetische nystagmus mogelijk. Zij zijn afhankelijk van het feit, of in donker of in licht wordt gedraaid en onder welke omstandigheden de nareactie verloopt. De verschillende mogelijkheden zijn nauwkeurig door MOWRER geanalyseerd. De bedoeling was om de resultaten van MOWRER aan eigen onderzoek te toetsen. Bovendien werd hieraan een uitbreiding gegeven door gebruik te maken van een trommel, zoals door VISSER werd aangegeven, waardoor ook uitsluitend optokinetische reacties kunnen worden opgewekt. Verder werd een aantal gedecerebreerde duiven onderzocht en duiven, waarbij een labyrinth was verwijderd of een horizontale booggang was doorsneden.

Bij de duif treedt, zowel bij de vestibulaire als bij de optokinetische reactie, de kopnystagmus zeer op de voorgrond. Er bestaat bij de duif ook een oognystagmus, die echter veel minder sterk is uitgesproken. Deze is dan ook verder in dit proefschrift buiten beschouwing gelaten.

Bij deze onderzoeken werd gebruik gemaakt van sterke vestibulaire prikkels. Met het door ons geconstrueerde apparaat werd steeds een hoekversnelling gegeven van  $180^\circ$  per sec. De betekenis van het geven van zwakkere prikkels is reeds lang bekend voor het calorisch onderzoek. Dit is voor de draaireactie eerst in de laatste jaren aangetoond door de Utrechtse school van VAN EGMOND, GROEN en JONGKEES. Deze experimenten bij de duif waren toen echter reeds lang afgesloten.



## HOOFDSTUK I.

### HISTORISCH OVERZICHT.

Wanneer een mens of proefdier wordt gedraaid, treden in het begin van de rotatie verschijnselen op, die als de draaireactie worden samengevat. Na het draaien zien wij dezelfde verschijnselen, maar in precies tegenovergestelde richting, dat is de nareactie. Beide worden veroorzaakt door de hoekversnelling. De centrifugaalkracht heeft ook een zekere invloed tijdens het draaien, deze zal evenwel in dit proefschrift buiten beschouwing worden gelaten.

Als een verklaring voor het tot stand komen van de draai- en nareactie heeft zich de theorie van CRUM BROWN, MACH en BREUER nu reeds gedurende bijna 80 jaren kunnen handhaven. Volgens deze theorie wordt de reactie veroorzaakt door een prikkeling van de cristae in de booggangen tengevolge van een beweging van de endolympe, die bij het begin en het einde van de draaiing ook tegengesteld is gericht.

Deze theorie heeft veel steun gekregen door experimenten bij lagere dieren, in het bijzonder bij de duif. In dit proefschrift zullen uitsluitend de verschijnselen bij de duif worden besproken. Dit is trouwens ook het klassieke proefdier bij de experimentele physiologie van de booggangen. Deze zijn bij de duif gemakkelijk operatief te benaderen. Bovendien zijn de reacties, die van de cristae zijn op te wekken, zeer duidelijk.

Het begint bij de beroemde onderzoeken van FLOURENS in 1824, het begin van de physiologie van het zogenaamde vestibulaire orgaan. Voor die tijd kende men aan de cristae een gehoorfunctie toe, het feit, dat de booggangen zo typisch in de drie dimensies liggen, werd in verband gebracht met het bepalen van de richting van het geluid.

FLOURENS sneed bij de duif de horizontale booggangen door en zag, dat de kop heen en weer slingerde in het horizontale vlak, het zogenaamde koppendelen. Bij doorsnijding van een paar verticale booggangen traden dergelijke bewegingen in voor-achterwaartse richting op. Verder deden zich verschijnselen voor, die wezen op een verlies van het evenwicht. Wanneer één booggang werd doorsneden, toonde het dier slechts geringe afwijkingen.

FLOURENS was zijn tijd ver vooruit. Door de publicaties van GOLTZ werd pas de belangstelling van vele onderzoekers op dit onderwerp gevestigd. De experimenten van GOLTZ waren tamelijk ruw, maar zijn verklaring van de waargenomen verschijnselen was zeer belangwekkend en vestigde de aandacht op het vestibulaire apparaat als evenwichtsorgaan. BÖTTCHER en BAGINSKY dachten, dat de verschijnselen na labyrintlaesie hun oorzaak zouden vinden in een beschadiging van het cerebellum. CYON geloofde, dat ze een gevolg waren van heftige geluidsgewaarwordingen. Hij sprak daarom van „Gehörschwindel”. Deze opvattingen zijn nu verouderd en het is niet nodig daar verder op in te gaan.

Van veel meer belang is het, of de door FLOURENS waargenomen verschijnselen berusten op prikkeling of uitval. GOLTZ dacht aan een uitval van normale zintuigindrukken. LÖWENBERG, BERTHOLD, SPAMER, MATTE, GRÖBBELS denken aan echte reflexen tengevolge van abnormale prikkels. BORNHARDT, BECHTEREW en EWALD denken aan uitval.

Voor prikkeling spreekt het feit, dat er eerst heftige kopbewegingen, het „Kopfpendeln” (EWALD), ontstaan, die langzamerhand verdwijnen. Dit is evenwel ook te verklaren, doordat er geleidelijk compensatie optreedt.

HUIZINGA vond bij exstirpatie van de ampul dezelfde verschijnselen als bij kanaaldoorsnijding. Dit spreekt wel sterk tegen de prikkeltheorie, want het valt moeilijk aan te nemen, dat de ene keer de prikkel uitgaat van de crista en in het andere geval van het achtergebleven zenuwuiteinde. Tevens werd aangetoond, dat ook van de cristae een voortdurende invloed uitgaat op de tonus van de dwars-

gestreepte spieren (bij de duif vooral van de hals), zoals dit ook voor de macula van de utriculus wordt aangenomen. Dit is de labyrinthonus van EWALD. Verder kon duidelijk worden gemaakt, dat het koppendelen niet wordt veroorzaakt door een verlies van de dynamische functie van de booggangen, maar berust op het tonusverlies van de halsspieren. Wanneer het rechter voorste en het linker achterste kanaal worden doorgesneden, ontstaat koppendelen in voor-achterwaartse richting. Worden ze niet tegelijk doorgesneden, maar eerst de ene en na enige tijd de andere, dan treden soms in het geheel geen verschijnselen op, doordat de toniserende functie van de crista van de eerste booggang zich weer heeft hersteld. De draaireactie is na booggangdoorsnijding verdwenen. Dit is begrijpelijk, een endolymphestroming is niet meer mogelijk, daarmee is de dynamische functie opgeheven. Wel is de crista dikwijls later weer te prikkelen door geluid op de door TULLIO aangegeven wijze. De tonische functie van de crista heeft zich dus weer hersteld en is van grote betekenis buiten iedere mogelijkheid tot het optreden van een draaireactie om. Postduiven, bij welke alle booggangen zijn doorgesneden, kunnen, indien de tonische functie van de cristae zich weer heeft hersteld, nog postvluchten uitvoeren. Indien echter de achterste ampul links wordt geëxstirpeerd, treedt er wel koppendelen op, wanneer na enige weken de rechter voorste booggang wordt doorgesneden. Uit dit alles blijkt, dat wij bij een crista zeer duidelijk een tonische van een dynamische functie kunnen onderscheiden.

Het koppendelen na boogganglaesies bij de duif wordt om verschillende redenen wat uitvoeriger besproken. In de eerste plaats, omdat het klassiek is, dit opvallende verschijnsel gaf aanleiding tot het begin van de physiologie van het vestibulaire apparaat. In de tweede plaats, omdat over de verklaring tot op de huidige dag zeker geen algemene overeenstemming bestaat. En in de derde plaats, omdat dit de aanleiding is geweest, dat BREUER tot zijn theorie is gekomen. Het trok zijn aandacht, dat de verschijnselen bij de draaireactie hiermee zoveel overeenkomst vertonen. Dit is echter slechts een oppervlakkige gelijkenis.



Zowel bij de dubbelzijdige booggangdoorsnijdingen als bij de draaireacties zien wij kopbewegingen, die min of meer verlopen in het vlak van de gelaedeerde, respectievelijk van de booggangen, waarvan de cristae worden geprikkeld. Er zijn echter zeer grote verschillen, zowel in het mechanisme, waardoor het verschijnsel moet worden verklaard, als in de aard van de beweging.

Bij de booggangdoorsnijding is het sterke tonusverlies van bepaalde halsspieren zeker van principiële betekenis. Indien het dier wordt geprikkeld, slingert de kop op een typische wijze heen en weer, het maakt de indruk, alsof het dier door het tonusverlies in de halsspieren de macht over de kop heeft verloren. Of bij het tot stand komen van deze rhythmische beweging prikkels uitgaande van de utriculus ook een rol spelen, zoals wordt aangenomen door TAIT, is een nog niet opgeloste vraag. Dezelfde verschijnselen treden ook op, indien een bepaalde crista wordt verwijderd. Het wezenlijke bij het tot stand komen van het verschijnsel is in ieder geval, dat een bepaalde groep van cristae slecht functionneert. De aanwezigheid van de draaireacties wijst juist op goed functionnerende cristae, die door een endolymphestroming worden geprikkeld.

Het pendelen na booggangdoorsnijding is een heen en weer gaande beweging, waarvan de beide fasen met tegengestelde richting overigens volkomen gelijk aan elkaar zijn. De nystagmus bij en na het draaien is gekenmerkt door een langzame en een snelle phase. Het is merkwaardig, dat dit door een nauwkeurige onderzoeker als EWALD niet juist is beschreven. Zo vermeldt hij in Versuch 31, dat de beide fasen van de nanystagmus niet duidelijk in snelheid van elkaar zijn te onderscheiden. Dit is zeer beslist onjuist.

Het was in verband met de opvatting van de eerste onderzoekers ook niet nodig om zo'n scherp onderscheid te maken tussen deze beide kopbewegingen. BREUER beschouwde aanvankelijk het labyrinth geheel als een zintuig. Het draaien geeft het dier bepaalde gewaarwordingen, het krijgt een zekere voorstelling en daarop reageert het met bepaalde bewegingen. Hij verklaart het

koppendelen na booggangdoorsnijding op volkomen dezelfde wijze als de kopnystagmus bij de draaireacties. Na de booggangdoorsnijding stroomt de endolympe uit, deze endolympestroming geeft dezelfde voorstelling van een bepaalde beweging als de endolympestroming door het draaien.

De eerste onderzoekers hechten allen een grote betekenis aan de subjectieve sensaties van de proefdieren. Zelfs EWALD ontkomt hier niet aan, hij spreekt nog steeds van „Augenschwindel” en „Kopfschwindel”, waarmee dan nystagmus wordt bedoeld. Toch is hij de eerste, die de labyrinthreacties opvatte als zuivere reflexen. Dit werd voldoende door latere onderzoekingen van HÖGYES, MAGNUS en DE KLEYN en anderen bevestigd. Alle vestibulaire reacties zijn volkomen aanwezig bij het gedecebreerde dier, dus buiten iedere bewuste gewaarwording om.

Wij zien, dat in de loop der jaren zich een merkwaardige wijziging heeft voltrokken in de opvatting over de functie van het vestibulaire gedeelte van het labyrinth. De oude onderzoekers beschouwden het als een zintuig voor het evenwicht, de vestibulaire verschijnselen werden verklaard door bewegingen uitgelokt door subjectieve gewaarwordingen. Toen kwam de tijd na EWALD, dat men aan het vestibulaire orgaan een dubbele functie toeschreef: zintuig + reflexorgaan op bewegingen en standsveranderingen. Deze opvatting wordt ook nu nog door velen gehuldigd. Daarnaast komt echter een mening naar voren, waarbij het vestibulaire gedeelte van het labyrinth niet meer als zintuig wordt beschouwd. De subjectieve sensaties, die ontstaan bij prikkeling van het labyrinth, zijn hierbij geen direct gevolg van deze prikkeling, maar zij zijn secundair aan de reactieverschijnselen. Hierbij zou dus bij voorbeeld de draaisensatie niet tot stand komen door een directe inlichting van de cortex door de cristae, maar indirect tengevolge van een deviatie van de oogbol. Een belangrijke steun voor deze opvatting geeft de vondst van BIJTEL, dat een vestibulaire prikkeling met aanwezigheid van een duidelijke reactie geen aanleiding geeft tot een psychogalvanische reflex.

Later heeft BREUER op grond van nieuwe proeven zijn oorspronkelijke opvatting laten varen. Hij kwam tot de conclusie, dat na booggangdoorsnijding de prikkels van de gezonde zijde zouden gaan overheersen. Dit komt echter feitelijk overeen met de mening van EWALD c.s. Eerst EWALD heeft duidelijk gemaakt, dat de labyrinthreacties zuivere reflexen zijn. Dit werd bevestigd door latere proeven bij verschillende proefdieren, waarbij bleek, dat alle labyrinthreacties bij het gedecerebreerde dier intact zijn, dus buiten iedere functie van het labyrinth als zintuig om.

BREUER bewees voor het eerst met zekerheid bij de duif, dat de draaireactie van het labyrinth uitgaat. Na dubbelzijdige labyrinthexstirpatie was de reactie geheel verdwenen, indien slechts werd gezorgd, dat de optische reacties door een kopkap werden uitgeschakeld. Daarna kon SCHRADER hetzelfde aantonen bij de kikker, later werd dit resultaat bij alle verdere proefdieren bevestigd. Het was ook weer bij de duif, dat voor het eerst onomstotelijk werd aangetoond, dat de reactie uitgaat van de cristae. EWALD vond na doorsnijden of plomberen van de horizontale booggangen geen draaireactie meer, hetzelfde resultaat had cocaïniseren van de zenuwuiteinden. Dit komt overeen met de theorie van MACH-BREUER, want door plomberen of doorsnijden van de booggang is de endolymphestroming niet meer mogelijk.

CRUM-BROWN en MACH kwamen op grond van theoretische overwegingen tot ongeveer dezelfde theorie als BREUER. MACH wees op het nauwe lumen van de booggang. Hij maakte in een koperen plaat een groeve, waarvan de doorsnede overeenkwam met de diameter van een booggang. Deze groeve dekte hij af met een glazen plaat. In een dergelijk apparaat, met water gevuld, was het niet mogelijk bij rotatie een vloeistofstroming aan te tonen. Op grond hiervan gelooft MACH dan ook niet aan een deviatie van de cupula tengevolge van een vloeistofstroming. Hij meent, dat de prikkeling wordt veroorzaakt door een endolymphedruk. Nu is het zeer wel mogelijk, dat in een nauw kanaaltje, waarvan de wanden uit koper en glas bestaan, een vloeistofstroming niet kan optreden, doordat de weerstand te groot

is. Het is echter bewezen, dat dit wel het geval is in de booggangen. MAIER en LION hebben door draaiing een duidelijke endolymphestroming bij de duif kunnen waarnemen. STEINHAUSEN stelde bij de snoek vast, dat na inbrengen van Oost-Indische inkt in de horizontale booggang bij rotatie een flinke deviatie van de cupula was te zien, hetgeen duidelijk op een endolymphestroming wijst. Dit werd bevestigd door DOHLMAN.

BREUER toonde reeds bij de duif aan, dat een endolymphestroming een kopbeweging veroorzaakt in de richting van de stroming en in het vlak van de booggang. Dit geschiedde door langs mechanische weg een endolymphestroming op te wekken. Later heeft EWALD dergelijke proeven met een fijnere methode herhaald, de zogenaamde „pneumatische hamer”. In de horizontale booggang werd een plombe aangebracht en tussen plombe en ampul een kleine fistel gemaakt in de benige booggang. Boven de fistel werd een klein metalen stiftje geplaatst, dat langs pneumatische weg bewogen kon worden en op deze wijze een druk kon uitoefenen op het vliezige kanaal. Het gevolg hiervan is, dat de endolympe uitwijkt naar de ampul toe. EWALD zag steeds, zonder uitzondering, een kopbeweging in de richting van de stroming en in het vlak van de betreffende booggang. Dadelijk daarop ging de kop weer in de normale stand terug. Wanneer de druk werd opgeheven, zag hij een beweging in tegengestelde zin, maar minder intensief. Het is natuurlijk mogelijk, dat dit zijn oorzaak vindt in het feit, dat de druk van de hamer een sterkere endolymphestoot veroorzaakt dan het terugtrekken daarvan. Indien de plombe zich bevindt tussen de pneumatische hamer en de ampul, dan zal de cupula in tegengestelde zin bewegen als in de vorige proefopstelling. In dit geval werd echter hetzelfde resultaat verkregen, een endolymphestroming naar de ampul toe gaf meer effect dan van de ampul af. Bij de verticale booggangen was het net andersom. Hier had de ampulofugale stroom het meeste effect.

Het is belangrijk, dat kan worden vastgesteld, dat bij de physiologie van het booggangapparaat enkele feiten met zekerheid vaststaan.

1. De reacties van de cristae worden veroorzaakt door endolymphestromingen. Dit is duidelijk aangetoond met de proeven van BREUER, en van EWALD met de pneumatische hamer. Bij een hoekversnelling treedt tengevolge van de traagheid van de endolympe een stroming op met deviatie van de cupula. Dit blijkt uit de proeven van MAIER en LION, STEINHAUSEN en DOHLMAN.
2. De niet adequate prikkels kunnen in hun werking worden verklaard op dezelfde wijze als de physiologische. De mechanische prikkeling bij het fistelsymptoom is zo zeer gemakkelijk te verklaren. Door calorische prikkeling kan tengevolge van de warmte, c.q. afkoeling, een stroming ontstaan. Galvanische prikkeling grijpt waarschijnlijk direct op de zenuwuiteinden aan.

Het is een moeilijk punt, hoe moet worden verklaard, dat hier zo'n belangrijk verschil bestaat in de tijdsduur van de prikkel en de reactie. De prikkel door de hoekversnelling duurt in de regel slechts kort, maar veroorzaakt een reactie, die langere tijd aanhoudt. In de practijk is het meestal zo, dat de prikkel gedurende enkele seconden of korter inwerkt, de reactie duurt echter verscheidene seconden. De prikkel moet dus een zekere nawerking veroorzaken. BREUER merkte hierbij op, dat dit noodzakelijk is voor het dier om tijd te hebben de draaibeweging bewust te worden. ABELS dacht reeds aan een centraal mechanisme, dat de kortdurende vestibularisprikkel omvormde tot een prikkel van langere duur. Dit verklaart dus het verschijnsel door een centrale oorzaak, een theorie, die zich heeft kunnen handhaven tot op de huidige dag. Van de crista gaat een prikkel uit, waardoor een centrum in de hersenstam in werking treedt, van waaruit, door een tot nu toe niet bekend mechanisme, gedurende enige tijd rhythmische prikkels worden uitgezonden, die aanleiding geven tot nystagmus.

Deze opvatting ligt des te meer voor de hand, omdat ook in een ander opzicht een centrale oorzaak voor het beloop van de reactie van betekenis moet zijn. Bij de reactie is vooral de nystagmus een belangrijk verschijnsel. Bij de vestibulaire nystagmus onderscheiden wij een langzame en

een snelle phase, de eerste komt door een labyrinthprikkel tot stand. De snelle phase is wel toegeschreven aan een prikkel van de crista, aan een prikkeling van de proprioceptoren van de oogspieren of aan een invloed van de hersenschors. Dit laatste is zeker onjuist, bij het gedecerebreerde dier bestaat dezelfde vorm van nystagmus. DE KLEYN toonde aan, dat de proprioceptoren van de oogspieren niet de snelle phase kunnen veroorzaken, hij neemt een invloed aan van een centrum in de hersenstam, een opvatting, die bijvoorbeeld ook wordt gedeeld door LORENTE DE NÓ, FEARING en MOWRER.

Hiertegenover staat de theorie, die een oorzaak aanneemt door een invloed, die direct uitgaat van het periphere labyrint. Deze theorie kreeg een sterke steun, toen STEINHAUSEN bij de snoek vaststelde, dat de afwijking van de cupula door draaien enige tijd aanhield; pas geleidelijk werd de normale stand weer ingenomen. Hij acht het mogelijk, dat hierin de verklaring moet worden gezocht voor de lange nawerking van de labyrinthprikkel.

MOWRER toonde evenwel aan, dat bij de Amerikaanse waterschildpad (*Chrysemys Picta*) de actiestroom bij prikkeling van de n. vestibularis nooit langer duurde dan een fractie van een seconde. CAUSSÉ vond na galvanische prikkeling van een labyrint gedurende enige minuten een nanystagmus tegengesteld aan de nystagmus, die bij prikkeling optrad. Deze nareactie duurde  $\pm \frac{1}{2}$  minuut. Hiervoor kan moeilijk een deviatie van de cupula aansprakelijk worden gesteld.

In de laatste jaren heeft de electro-physiologie zeer belangrijke resultaten opgeleverd, die ons inzicht in de physiologie van het labyrint en ook van de draaireactie belangrijk hebben verdiept. Dit betreft de afleiding van actiestromen van het vestibulaire gedeelte van het labyrint, hetgeen het eerst door ROSS bij de kikker werd verricht.

LÖWENSTEIN en SAND hebben zeer belangrijke onderzoeken over dit onderwerp verricht. Uit het geïsoleerde labyrint van de stekelrog (*Raja Clavata*) werd de rand van een der ampullen vrijgelegd tezamen met het uiteinde van

de zenuw, waarvan een deel werd vrijgepraepareerd. Het geheel was zodanig op een draaischijf bevestigd, dat het labyrinth in het middelpunt lag en wel op een wijze, die het meest overeenkwam met de situatie van het orgaan in vivo. Het was mogelijk de schijf met een eenparige snelheid rond te draaien. Van het vrijgepraepareerde zenuwuiteinde kon de actiestroom worden geregistreerd. Het bleek nu, *dat er voortdurende actiestromen waren af te leiden*, ook wanneer het orgaan in rust was. Bij een hoekversnelling naar de gelijknamige zijde werden de actiestromen versterkt, naar de tegengestelde kant namen deze af. Wanneer de draaiing enige tijd aanhield bij eenparige snelheid, werd eerst een zeker maximum bereikt, terwijl na  $\pm 20$  à  $30$  sec. de actiestromen weer afnamen en de toestand geleidelijk werd zoals in rust. Uit het geleidelijk toe- en afnemen van de actiestroom kan de lange nawerking worden verklaard. Dezelfde resultaten als bij de rog werden ook verkregen bij experimenten bij de haai. De bevindingen van LÖWENSTEIN en SAND zijn volkomen bevestigd door onderzoeken van LEDOUX bij de kikvors. Ook hier hetzelfde principe: van de zenuwen van de cristae konden in rust actiestromen worden afgeleid. Naar gelang van de richting van draaiing trad een versterking of vermindering van de actiestromen op.

Deze onderzoeken zijn ook van grote betekenis, omdat zij meer inzicht geven in de zogenaamde labyrinthtonus van EWALD. Het is de grote verdienste van EWALD, dat hij voor het eerst opmerkzaam heeft gemaakt op de sterke invloed, die van het labyrinth uitgaat op de tonus van de dwarsgestreepte musculatuur. Er is een belangrijk verschil in de betekenis van deze labyrinthtonus in de reeks van de gewervelde dieren. Bij de mens is daar niet veel van te bespeuren, hier bestaat in hoofdzaak een invloed op de oogspieren. Bij de duif is deze labyrinthtonus zo belangrijk, dat een dubbelzijdig labyrinthloos dier steeds volkomen invalide blijft. Een dergelijke duif kan niet meer vliegen en moet steeds kunstmatig worden gevoed.

Deze proeven geven ook een volkomen bevestiging van de opvatting van HUIZINGA, dat bij de duif een belangrijk

gedeelte van deze labyrinthonus uitgaat van de cristae. Hierin geloofde ook reeds EWALD, maar daarna kwam een tijd, dat de labyrinthonus werd afgeleid van de maculae. De tonische functie in de cristae werd onomstotelijk aangetoond door experimenten met uitschakeling van de cristae, waarbij het tonusverschil in de halsspieren kon worden gemeten. Het is nu gebleken, dat bij lagere dieren ook in rust voortdurend actiestromen zijn af te leiden van de n.ampullaris. Er gaat dus ook reeds van een crista in rust een zekere invloed uit, dit kan wel niet anders zijn dan datgene, wat in dit verband de tonische functie van de crista is genoemd. Interessant is, dat de draaireacties dus waarschijnlijk tot stand komen door een vermeerdering of een vermindering van deze functie, dit is de dynamische functie. Bij een vermindering van de functie krijgen wij dus hetzelfde als wij ook zien bij de verschijnselfen na eenzijdige labyrinthexstirpatie. In werkelijkheid komt dan de reactie tot stand door de aanwezigheid van de partner aan de andere zijde. In ieder geval is het nu zo, dat alle vestibulaire reacties kunnen worden verklaard door het optreden van veranderingen in de labyrinthonus van EWALD.

Het zou zeer belangrijk zijn, indien iets meer bekend was van deze spontane activiteit van de cristae, het uitgangspunt moet zeker wel worden gezocht in het crista-epitheel. Natuurlijk kunnen wij niet meer geloven aan de trilhaarbeweging van EWALD. Waarschijnlijk ligt deze activiteit op chemo-electrisch gebied en kan worden vergeleken met de activiteit in de gangliencellen van bepaalde motore centra.

Experimentele onderzoeken over de draaireactie zijn daarom zo van betekenis, omdat de draaireactie bij de mens zeer belangrijk is in de kliniek en verschillende punten nog steeds niet zijn opgehelderd. Zo bestaat er verschil van mening in hoeverre de wetten van EWALD over de ampullofugale en ampullopetale stroming wel algemene geldigheid bezitten. En ook over het mechanisme, wat zich precies afspeelt in de crista, is nog weinig met zekerheid bekend.



## HOOFDSTUK II

### DE DRAAIREACTIE BIJ DE DUIF.

In dit proefschrift zal als een zeer opvallend verschijnsel van de draaireactie alleen de nystagmus worden behandeld. We hebben reeds vastgesteld, dat bij de vestibulaire nystagmus onderscheid dient te worden gemaakt tussen de langzame en de snelle phase. Ten onrechte wordt de nystagmus naar de laatste genoemd, nystagmus naar rechts of naar links. Bij de mens en bij hogere dieren ontstaat een oognystagmus, bij vogels, ook bij de duif, treedt de kopnystagmus op de voorgrond. De draaireactie bij de duif is het eerst door BREUER onderzocht. Later heeft vooral EWALD hiervan een nauwkeurige beschrijving gegeven. Hij gebruikte een kooi, die aan een lange draad was opgehangen, waardoor deze gemakkelijk kon draaien. Dit kon ieder ogenblik worden onderbroken door de kooi beet te pakken. Ook maakte hij wel gebruik van de cyclostaat, of een draaischijf met uurwerk, waarop een kymographion was gemonteerd, om de kopbewegingen te registreren. (Versuch 40).

In het begin van de rotatie blijkt duidelijk een streven om de kop dezelfde stand te doen behouden in de ruimte. Draait de duif naar rechts, dan maakt de kop ten opzichte van de romp een beweging naar links. Deze beweging noemt EWALD de „Reaktionsbewegung”. Tenslotte kan de kop niet verder naar links, deze draait nu met een snelle beweging weer naar rechts. Deze tweede beweging heet de nystagmusphase, en is kleiner dan de „Reaktionsbewegung”. Na het einde van de nystagmusphase gaat de kop weer met een langzame beweging in tegengestelde zin en een nieuwe „Reaktionsbewegung” begint, die even groot is als de nystagmusphase. Deze laatste twee bewegingen worden steeds weer herhaald en vormen de kopnystagmus.

Dit woord is het eerst door BREUER gebruikt. De kopnystagmus bestaat dus ook uit een langzame en uit een snelle beweging. In het bovengenoemde geval, bij een draaiing naar rechts, bestaat een nystagmus naar rechts. Doordat de eerste „Reaktionsbewegung” belangrijk groter is dan de nystagmusphase, zal de kop bij draaiing iets achterblijven. Bij draaiing naar rechts bevindt de kop zich dus links van de mediaanlijn. Na het stoppen maakt de kop een beweging in tegengestelde richting, in dit geval dus naar rechts, waarna hij geleidelijk weer naar de normale stand terugkeert.

Het bovenbeschreven beeld vond EWALD alleen bij rotatie met intacte visus. Wanneer deze werd uitgesloten, hetzij door enucleatie van de bulbi, hetzij door een kopkap, dan bleef het streven bestaan om de kop in de oorspronkelijke stand in de ruimte te houden. Dit kan dus niet zijn oorzaak vinden in een fixatie van het gezichtsveld, maar dit hangt ten nauwste samen met de functie van het labyrinth. Bij doorsnijding van de horizontale booggangen verdwijnt dit verschijnsel.

Na het uitschakelen van de visus is er alleen maar nystagmus in het begin van de rotatie, daarna gaat de kop geleidelijk naar de mediaanlijn terug en blijft in rust. Na het stoppen maakt de kop een beweging in de richting van de draaibeweging, waarna een nystagmus ontstaat tegengesteld gericht aan de draairichting. Draaien naar rechts geeft dus een nystagmus naar links. Bij draaiing met intacte visus vond EWALD nooit een nanystagmus; evenmin als de draaiing werd onderbroken als er nog nystagmus aanwezig was. EWALD komt daarom tot de conclusie, dat de nanystagmus door de draainystagmus wordt verhinderd, „ohne diesen tritt er unfehlbar ein”. VAN ROSSUM heeft de opvatting van EWALD bevestigd. Het is duidelijk, dat EWALD de vestibulaire en de optokinetische nystagmus niet scherp genoeg van elkaar heeft onderscheiden. VISSER gaf een belangrijk overzicht over de mogelijkheden van samenwerken en tegenwerken van vestibulaire en optokinetische nystagmus gedurende en na het draaien.

BREUER had reeds vele jaren voor EWALD er de aandacht

op gevestigd, dat het bij het onderzoek van de vestibulaire draaireactie absoluut noodzakelijk is om de visus uit te sluiten. Indien men dit niet doet, ontstaat een combinatie van vestibulaire en optokinetische nystagmus. Dit bleek ook bij andere proefdieren en bij de mens. Het is uit de beschrijving van EWALD niet duidelijk op te maken of hierop door hem wel voldoende is gelet, hoewel hij beide vormen van nystagmus reeds zeer goed onderscheidde. Voor de duif heeft later BORRIES er vooral de aandacht op gevestigd, dat bij het onderzoek van de vestibulaire draaireactie de visus dient te worden uitgesloten. Bij open ogen werken in het begin de vestibulaire en optokinetische nystagmus samen, deze is dus zeer sterk; bij een verdere gelijkmatige draaiing blijft alleen de optokinetische nystagmus bestaan. De nanystagmus is volgens BORRIES alleen van vestibulair karakter, maar wordt geremd door „willekeurige en optische fixatie”. De conclusie, waartoe EWALD komt, is derhalve niet juist. Het is vooral MOWRER geweest, die het vraagstuk van het samenvallen van vestibulaire en optokinetische nystagmus bij de duif verder heeft uitgewerkt. Hij heeft er de aandacht op gevestigd, dat er zeer verschillende omstandigheden in het spel zijn, indien de draaireactie of de nareactie respectievelijk in licht of in donker verloopt. Hij onderzocht de volgende 4 situaties: 1. donker gedurende en na het draaien; 2. licht gedurende en na het draaien; 3. donker gedurende en licht na het draaien; 4. licht gedurende en donker na het draaien. In het algemeen kan worden gezegd, dat tijdens het draaien de vestibulaire en optokinetische nystagmus elkaar versterken, na het draaien werken ze elkaar tegen, er zijn echter ook nog andere oorzaken, die van invloed zijn.

Wanneer een duif in het donker wordt gedraaid met 15 omwentelingen gedurende  $\pm 30$  sec., dan is er een nanystagmus van gemiddeld  $22\frac{1}{2}$  sec. In licht duurde de nareactie slechts 1,9 sec. Behalve de door BORRIES reeds genoemde optische fixatie zijn volgens MOWRER ook nog andere factoren van invloed. Wanneer een duif wordt gedraaid in donker en onmiddellijk na de rotatie het licht wordt ontstoken, is de nanystagmus gemiddeld 5 sec., dus 3 sec.

langer dan bij rotatie in licht. De toestand na de rotatie is in beide gevallen gelijk, dus de omstandigheden tijdens de draaiing zijn ook van invloed op de nareactie. Indien tijdens de rotatie de visus wordt uitgesloten, is de kop aan het einde der draaibeweging in rust. Bij het stoppen wordt een nieuwe prikkel uitgeoefend. Bij draaiing met intacte visus blijft de nystagmus gedurende de gehele rotatie bestaan; door die voortdurende kopbewegingen worden de cristae beïnvloed, de prikkel bij het stoppen is een andere dan bij draaien in het donker. Hierdoor vermindert de nareactie, waarop ook door BREUER, GRIFFITH en BÁRÁNY is gewezen. MOWRER heeft duidelijk gemaakt, dat, indien gedurende het draaien nog nystagmus bestaat, hetgeen bij intacte visus steeds het geval is, de kop in de ruimte met korte onderbrekingen stilstaat en een heen en weer gaande beweging maakt. Wat het eindresultaat betreft, kan dit worden vergeleken met de situatie, waarbij de kop is gefixeerd en het dier met korte onderbrekingen wordt gedraaid. Hierbij werken telkens draaireactie en nareactie elkaar tegen, zodat de nareactie bij het slot veel minder is dan na een gelijkmatige draaiing. Hij kon dit ook aantonen door konijnen te roteren in een zogenaamde CZERMAK-houder. Hierin zit het dier zo vast, dat het onmogelijk kop of romp kan bewegen. Bij een gelijkmatige draaiing vindt MOWRER een belangrijk grotere nareactie, dan wanneer de draaiing telkens een kort ogenblik wordt onderbroken.

Er komt nog een derde factor bij. ADDAM heeft reeds in 1834 erop gewezen, dat de optokinetische nystagmus een nareactie veroorzaakt. Ook bij duiven is dit het geval, zoals door VISSER is beschreven. MOWRER vond in sommige gevallen een nareactie van 30 seconden. De optokinetische nystagmus is verder gelijk gericht aan de draainystagmus. Dit is een tegenstelling met de vestibulaire nareactie. De optokinetische nareactie zal dus remmend werken op de vestibulaire nareactie. MOWRER draaide een duif met intacte visus in het licht. Bij het stoppen wordt de omgeving donker gemaakt. De optische fixatie is op dat moment dus uitgesloten en alleen de vestibulaire en optokinetische nareactie blijft aanwezig. MOWRER ziet nu

eerst een korte vestibulaire nystagmus gevolgd door een korte latente periode en daarna een optokinetische nareactie. Door deze optokinetische nareactie is de totale nareactie bij deze 4de situatie toch nog langer dan bij de 3de.

### HOOFDSTUK III

#### DE OPTOKINETISCHE NYSTAGMUS.

Wanneer de omgeving zich verplaatst naar één richting, kan zowel bij dier als mens een optokinetische nystagmus ontstaan. Bij hogere dieren en bij de mens is dit een oog-nystagmus. Bij de duif is de kopnystagmus ook weer het meest opvallend. In het laboratorium wordt deze gewoonlijk opgewekt door een cylinder met optische contrasten (witte en zwarte strepen) om het dier te laten draaien. Dit is een veel betere methode dan door een trommel met contrasten vóór het dier te laten draaien. Meer physiologisch is, indien het dier zelf draait; er treedt dan dezelfde verschuiving in het gezichtsveld op. Reeds vroeg is er de aandacht op gevestigd, dat in dit geval een combinatie ontstaat van vestibulaire en optokinetische nystagmus en geen superpositie.

Wanneer twee verschillende vormen van nystagmus worden opgewekt, geven zij tezamen een gecompliceerde oogbeweging. De ene vorm wordt gesuperponeerd op de andere. Zo heeft b.v. DE KLEYN proeven verricht bij jonge honden, die van hun geboorte af in een donkere omgeving werden gehouden. De dieren vertonen dan een zogenaamde mijnwerkersnystagmus. Wanneer bij een dergelijk dier een vestibulaire nystagmus werd opgewekt, bijvoorbeeld door uitspuiten van een oor met koud water, dan ontstond er een gecompliceerde oogbeweging, waarbij beide soorten van nystagmus duidelijk waren te onderscheiden. Dit is evenwel nooit het geval, wanneer de nystagmusvormen iets met elkaar gemeen hebben. Wordt bij een galvanische prikkel van het vestibulaire apparaat een calorische prikkel gevoegd, dan zal de frequentie van de nystagmus toenemen en de uitslagen wat groter worden, maar een superpositie komt niet tot stand. Bij konijnen is

het mogelijk door middel van een alcoholintoxicatie een nystagmus op te wekken van vestibulair karakter. Wanneer nu, zoals DE KLEYN heeft aangetoond, de labyrinthen galvanisch worden geprikkeld, dan wordt de frequentie van de nystagmus belangrijk hoger, er ontstaan niet twee verschillende nystagmusbewegingen.

Door het samengaan van de vestibulaire en optokinetische nystagmus ligt het voor de hand om aan te nemen, dat er een centrale betrekking tussen deze beide bestaat. Hierop is vooral door OHM de aandacht gevestigd. Deze neemt zelfs aan, dat de vestibulaire draainystagmus en de optokinetische nystagmus tenslotte van een gemeenschappelijk centrum in de hersenstam worden opgewekt. DE KLEYN gaat niet zo ver, hoewel ook hij er de aandacht op vestigt, dat de reflexbaan voor beide vormen van nystagmus voor een belangrijk gedeelte dezelfde moet zijn.

OHM is verder van mening, dat de reflexbaan voor de optokinetische nystagmus loopt over de cortex cerebri, deze opvatting wordt gedeeld door BÁRÁNY, STENVERS, CORDS en STRAUZ. Met name de optische hersenschors zou van betekenis zijn. BARTELS neemt daarentegen aan, dat de reflexboog subcorticaal verloopt. Bij lagere dieren, bij welke de grote hersenen nog niet of slechts in zeer geringe mate ontwikkeld zijn, is namelijk nog een optokinetische reactie op te wekken, eveneens bij gedecerebreerde dieren. RADEMAKER en DE KLEYN wekten bij normale honden een optokinetische nystagmus op door het dier te laten kijken naar een roterende schijf met levende konijnen. Er konden grote gedeelten van de hersenen worden weggenomen, zonder dat de nystagmus verdween. Zodra echter de optische centra werden weggenomen, kon er geen optokinetische nystagmus meer worden opgewekt. Hier is dus schijnbaar een tegenspraak.

Door de onderzoekingen van TER BRAAK is in deze kwestie meer klaarheid gekomen. Hij heeft vooral het konijn als proefdier gebruikt. Om het dier werd een draaiende cylinder geplaatst, waarvan de wand met verticale witte en zwarte banen was beschilderd. De kop was zodanig gefixeerd, dat het dier alleen maar de bewegende wand van de trommel

kon zien. Wanneer een gedeelte van het gezichtsveld bewoog, kon er geen optokinetische nystagmus worden opgewekt. Dit werd aldus verklaard. Wanneer het oog de bewegende punten zou volgen, dan zouden de beelden der vaste objecten zich in tegengestelde zin over de retina bewegen, zodat een optokinetische nystagmus in omgekeerde richting zou ontstaan, waardoor de oorspronkelijke reactie wordt onderdrukt. Dit kon TER BRAAK experimenteel aantonen. Eén oog kon door middel van een aan de bulbus oculi bevestigde ring zo worden gefixeerd, dat beweging onmogelijk was. Van het andere oog werd de visus uitgesloten, maar van dit oog konden de bewegingen worden geregistreerd. Het was nu mogelijk met één bewegend punt van het gefixeerde oog uit een optokinetische nystagmus te veroorzaken. Het maakte weinig verschil uit of het beeld zich over het centrum van de retina bewoog of langs de peripherie. Na decerebratie bleef een optokinetische reactie bestaan. Er kan namelijk in dit geval van een willekeurige instelbeweging geen sprake zijn. Deze vorm noemt TER BRAAK *staarnystagmus*. Hier is dus blijkbaar de verschuiving van de netvliesbeelden over de retina de beslissende factor. De verhouding tussen het aantal vaste en bewegende beelden maakt uit of er nystagmus zal zijn of niet. Deze vorm treedt sterk op de voorgrond bij dieren zoals het konijn en de duif, bij welke de fixatie van ondergeschikte betekenis is. Deze dieren staren vrijwel steeds.

Bij hogere dieren en bij de mens treedt de fixatie door een actief instellen van het beeld op de macula meer op de voorgrond. Hierbij kan een bepaald contrast uit de omgeving, dat beweegt, worden gevolgd. Zo is het mogelijk, dat een geheel andere vorm van nystagmus ontstaat. Deze tweede vorm is de *kijknystagmus*. Hierbij is de opmerkzaamheid van grote betekenis. De optokinetische nystagmus is dan niet afhankelijk van de physische verhoudingen in het gezichtsveld, maar van de betrekking tussen de bewegende voorwerpen en het proefdier. Zo veroorzaakte de draaiende schijf met konijnen van DE KLEYN en RADEMAKER bij de hond een kijknystagmus.



Onder deze omstandigheden is alleen een nystagmus te verkrijgen, indien iets voor het dier wordt gedraaid, waar het belangstelling voor heeft. Hierdoor wordt de aandacht van de hond getrokken; het dier zal trachten het beeld vast te houden op de macula lutea, de ogen zullen trachten het bewegende beeld te volgen. Op een gegeven moment kan het oog zich niet verder naar lateraal bewegen, met een snelle beweging gaan nu de ogen terug om een nieuw punt te fixeren. De nystagmus bestaat dus uit een langzame „volgbeweging” en een snelle „instelbeweging”. Dit komt overeen met de oorspronkelijke opvatting van BÁRÁNY over het ontstaan van de optokinetische nystagmus. Hierbij zijn alleen die beelden van belang, die worden gefixeerd. De rest van het gezichtsveld heeft geen invloed. Dit blijkt ook wel bij lijders aan een positief scotoom, zoals door ROELOFS en VAN DER BEND werd aangetoond, d.w.z. een scotoom, dat niet alleen een uitval maar ook een beeld geeft in het gezichtsveld. Het is gebleken, dat dergelijke patienten in staat waren een optokinetische nystagmus te onderdrukken door het scotoombeeld te fixeren.

De accommodatie is hier ook van betekenis. Proefondervindelijk is vastgesteld, dat de contrasten in het gezichtsveld van het meeste belang zijn voor het ontstaan van de optokinetische nystagmus. Door de accommodatie zijn alleen de beelden van de gefixeerde objecten scherp omlijnd; de rest is vaag en zal daardoor minder invloed hebben.

De invloed van de decerebratie is door deze onderzoeken van TER BRAAK nu veel duidelijker geworden. Bij konijnen, honden en apen zonder grote hersenen kon een duidelijke staarnystagmus worden opgewekt. Anders staat het met de kijknystagmus. Omdat hierbij de opmerkzaamheid de alles beheersende factor is, ligt het voor de hand om aan te nemen, dat de hersenschors in dit geval een belangrijke functie vervult. Bij gedecerebreerde honden en apen was geen kijknystagmus op te wekken. Wanneer de linker hemisfeer werd weggenomen, bestond alleen kijknystagmus bij beweging van het gezichtsveld naar rechts. Een maand na de operatie was er weer kijknystagmus

bij draaien in beide richtingen. Bij verwijdering van de area striata alleen was er wel kijknystagmus in beide richtingen op te wekken in de linkerhelft van het gezichtsveld. Het schijnt dus, dat voor de optokinetische nystagmus bij beweging van het gezichtsveld van rechts naar links de linker hersenhelft van het meeste gewicht is en bij beweging van links naar rechts de rechter helft.

De laatste jaren heeft de optokinetische nystagmus ook een belangrijke klinische betekenis gekregen, vooral voor de neurologie, daar een abnormaal, meestal een asymmetrisch, beloop een aanwijzing kan geven voor de localisatie van een afwijking in het centrale zenuwstelsel. Het zijn vooral de mededelingen van BÁRÁNY geweest, die hierop de aandacht hebben gevestigd. Op dit gebied zijn ook door Nederlandse onderzoekers met name STENVERS, DE KLEYN, RADEMAKER, ROELOFS en VAN DER BEND, DROOGLEEVER FORTUYN en VAN DER WAALS belangrijke onderzoeken verricht. Ook hier heeft de kliniek zeer veel te danken aan het betere inzicht, dat door de experimenten op dieren werd verkregen.

BÁRÁNY sprak van „Eisenbahnnystagmus”. Bij het kijken uit het raam van een rijdende trein ontstaat het verschijnsel zeer fraai. BÁRÁNY gaf de volgende verklaring: de ogen volgen de voorbijgaande beelden tot deze uit het gezichtsveld geraken (de langzame phase van de nystagmus), met een snelle beweging stellen deze zich dan weer op nieuwe beelden in (de snelle phase). Dezelfde nystagmus is ook op te wekken door te laten kijken naar een draaiende trommel met zwarte en witte strepen. Op deze wijze zou het mogelijk zijn om een hemianopsie met zekerheid te diagnosticeren. Inderdaad werd bij een groot aantal patienten met hemianopsie een ontbreken van de optokinetische nystagmus naar de zieke zijde gevonden. Door latere onderzoeken o.a. van STENVERS en van OHM werd aangetoond, dat de optokinetische nystagmus volkomen normaal kan verlopen bij patienten met een tractus-hemianopsie en een zuivere schorshemianopsie. In de latere jaren wordt aangenomen, dat een onregelmatigheid in de optokinetische nystagmus wordt veroorzaakt door een

aandoening van de corticale optisch-motorische banen. Dikwijls zal dus een hemianopsie gepaard gaan met een asymmetrisch verloop van de optokinetische nystagmus, noodzakelijk is dit niet.

De optokinetische nystagmus werd aanvankelijk volgens BÁRÁNY onderzocht door een trommel voor de patient te laten draaien, het is evenwel beter om de patient te plaatsen in een draaiende cylinder met zwarte en witte strepen. DROOGLEEVER FORTUYN en VAN DER WAALS vonden, dat hierdoor de optokinetische prikkel wordt versterkt, met de cylinder was een nystagmus, die met de trommel naar een zijde ontbrak, dikwijls weer op te wekken. Dit verandert echter niets aan de diagnostische betekenis van een asymetrie bij een geringere optokinetische prikkel, waarop vooral in ons land door STENVERS de aandacht is gevestigd.

DROOGLEEVER FORTUYN en VAN DER WAALS betwijfelden, of wel een onderscheid kon worden gemaakt tussen kijknystagmus en staarnystagmus. Op grond van de bevindingen van TER BRAAK, RADEMAKER en DE KLEYN moet echter toch wel een principieel verschil tussen deze beide vormen van nystagmus worden gemaakt. Hierbij dient echter te worden erkend, dat in de practijk, en dit geldt zowel voor het onderzoek bij patienten als bij het intacte proefdier, dikwijls een combinatie van deze beide zal worden onderzocht. De kijknystagmus of corticale vorm is afhankelijk van de fixatie, de ogen volgen een bepaald beeld; de staarnystagmus of subcorticale vorm wordt veroorzaakt door de verschuiving van contrasten over de retina. Bij het onderzoek met de draaiende trommel of cylinder worden onder normale omstandigheden steeds beide vormen opgewekt, zelfs bij dieren als konijnen en duiven is toch steeds enige fixatie aanwezig. De enige methode om bij het proefdier met zekerheid één vorm, n.l. de subcorticale, te onderzoeken is de decerebratie.

In de oudere litteratuur is natuurlijk een grote verwarring, daar toen nog geen onderscheid tussen deze beide vormen van optokinetische nystagmus werd gemaakt. Er zijn verschillende verklaringen gegeven, die dan meestal

slechts gelden voor een van de beide vormen. Zo verklaarde EWALD de kopnystagmus bij de duif, doordat het dier een streep van de draaiende trommel fixeert en deze met de kop volgt, waardoor het gezichtsveld zolang mogelijk hetzelfde blijft. Bij verder draaien wordt weer een nieuwe streep ingesteld. Dit is blijkbaar de kijknystagmus. Een verklaring voor de subcorticale vorm werd reeds gegeven door LOEB en MAXWELL. Bij hun onderzoekingen over de optokinetische kopnystagmus bij resp. *Lacertha agilis* en *Phrygnosoma* Blainville namen zij als de oorzaak voor het ontstaan van de nystagmus aan het verschuiven van de beeldjes over de retina.

DE KLEYN en VAN DEN BOORN konden in de kliniek toch reeds duidelijk een onderscheid maken tussen de corticale en subcorticale vorm. De eerste werd onderzocht door de patient te laten kijken naar bewegende plaatjes, de tweede door hem te plaatsen in een grote draaiende cylinder met zwarte en witte strepen, waarbij de fixatie door middel van de bril van FRENZEL zoveel mogelijk werd uitgesloten. Op deze wijze kon bij verschillende patienten een onregelmatigheid in één der beide vormen worden vastgesteld, dit kan soms een belangrijke aanwijzing geven voor de diagnostiek. Van veel gewicht is het volgende. Boven is reeds vermeld, dat bij vestibulaire en optokinetische nystagmus een additie optreedt. Volgens de recente onderzoekingen van DE KLEYN en VAN DEN BOORN geldt dit alleen voor de subcorticale vorm. De corticale geeft met de vestibulaire nystagmus blijkbaar een superpositie. Alleen de subcorticale nystagmus heeft dezelfde centra en banen als de vestibulaire. Dit blijkt duidelijk uit het verdere onderzoek; subcorticale optokinetische en vestibulaire nystagmus vertonen soms stoornissen in één richting, terwijl de corticale optokinetische nystagmus geheel intact lijkt. Bij het opwekken van de corticale nystagmus ontstaan geen miswijzen en valneiging, deze treden wel op bij de subcorticale vorm.

De optokinetische nystagmus bij de duif is dikwijls onbewust zeer vaak onderzocht, indien een duif met open ogen werd gedraaid. Hierbij ontstaat echter ook een vestibulaire nystagmus. Een optokinetische nystagmus

alleen kan ook bij de duif worden opgewekt door de draaiende trommel of cylinder. Deze is tot dusverre nog slechts weinig onderzocht. EWALD toonde reeds aan, dat ook bij de dubbelzijdig labyrinthloze duif een optokinetische reactie was op te wekken. VISSER onderzocht de optokinetische nystagmus bij de gedecerebreerde duif. Het bleek, dat deze hier zeer fraai aanwezig is. Hij onderzocht met zwart-witte contrasten, die bij verschillende richtingen van de verplaatsing ten opzichte van het oog ook tot een geheel andere richting van de nystagmus aanleiding geven. Bij het ophouden van de prikkel bleek in vele gevallen een duidelijke nareactie in dezelfde richting te bestaan. TER BRAAK heeft, zoals reeds beschreven, veel aandacht hieraan besteed. Hij onderzocht de reactie ook na uitschakelen van één oog. Er ontstond dan alleen een nystagmus, indien de contrasten in het gezichtsveld naar de snavel toe bewogen, bij afsluiten van het linker oog was er dus alleen maar een reactie, wanneer het gezichtsveld bewoog van rechts naar links. De anatomische verhoudingen zijn bij de duif echter anders dan bij de mens, bij de duif bestaat er een volledige kruising in het chiasma N.optici, alle indrukken van het linker oog gaan dus naar de rechter hersenhelft. Bij de mens is een gedeeltelijke kruising, van één oog worden dus de beide hersenhelften geprikkeld. Een onderbreking centraal van het chiasma geeft uitval van de helft van het gezichtsveld van beide ogen en tevens uitval van één hersenhelft. Deze vorm van hemianopsie komt dus feitelijk overeen met het uitsluiten van één oog bij de duif. Ook uit de bevindingen van TER BRAAK blijkt, dat voor de optokinetische nystagmus die hersenhelft van belang is, waarheen zich de beelden bewegen, dit komt dus overeen met de resultaten, die RADEMAKER en DE KLEYN en TER BRAAK hebben gekregen bij eenzijdige decerebratie bij hogere dieren.

Voor zover mij bekend, is een nystagmus bij de duif, die ontstaat bij het gebruik van een draaiendetrommel of cylinder, tot dusverre nog niet geregistreerd. In het volgende hoofdstuk zal een proefopstelling worden beschreven, waarbij deze registratie zeer gemakkelijk mogelijk is.

## HOOFDSTUK IV

### PROEFOPSTELLING.

Om de draaireactie te onderzoeken is in de eerste plaats gebruik gemaakt van een houten draaischijfje, dat door handkracht wordt bewogen. Op de draaischijf is een duivenhouder bevestigd, deze is gemaakt naar het model van EWALD. Het is een houten blok van 16 cm. lang, 8 cm. breed en  $4\frac{1}{2}$  cm. hoog. Dit blok is uitgehold in de vorm van de duif met een uitsparing voor en achter voor de hals en de staart. De draaibare schijf heeft een middellijn van 31 cm. Hieronder zit een klein schijfje met een gleuf voor een drijfriem, die weer over een groter wiel loopt, waaraan een handvat is bevestigd, zodat het geheel met de hand in beweging kan worden gebracht. De duivenhouder draait tweemaal zo vlug als de schijf met het handvat.

Dit apparaat werd alleen gebruikt om na te gaan of een duif een behoorlijke draaireactie vertoonde en dus voor de proefnemingen geschikt was, verder om het verloop van het herstel na te gaan na ingrepen aan het labrynth. In de regel werd volstaan met het onderzoek van de nareactie. De tijd, die de nystagmus duurde bij draaien naar rechts en naar links, werd bepaald met de chronometer; het aantal nystagmusslagen werd gewoonlijk ook geteld.

Voor meer nauwkeurige proefnemingen is een veel fijnere apparatuur gebezigd. Hierbij is gebruik gemaakt van een synchroommotor, 220 Volt,  $1/16$  P.K., waarvan de snelheid constant is, nl. 1500 toeren per minuut. De motor is met behulp van twee zware hoefijzervormige beugels trillingvrij opgehangen tussen de platen van een stabiele, ijzeren tafel. Op het boven de tafel uitstekende aseinde van de motor is een wormspiraal aangebracht, die loopt op een kamwiel met 50 tanden, aldus een vertraging gevende van 1 op 50, zodat de as, waarop dit kamwiel is

gemonteerd, 30 toeren per minuut maakt. Deze as beweegt zich tussen twee kogellagers, die in horizontale lijn op het ijzeren blad van de tafel staan gemonteerd.

Aan het tegenover liggende einde van deze as is een kamwiel aangebracht met een profiel met een hoek van  $45^\circ$ , dat werkt op een gelijksoortig kamwiel eveneens met een hoek van  $45^\circ$ , beide met 30 tanden, waardoor de draaiing van de horizontale as met 30 toeren wordt omgezet in een draaiing van een verticale as, eveneens met 30 toeren per minuut. Boven op de laatstgenoemde verticale as is de duivenhouder aangebracht, terwijl deze verticale as stevig en trillingvrij op het blad van de tafel zit gemonteerd. Aan de voorzijde is op een houten triplexplaat een schakelaar aangebracht om de stroom in en uit te kunnen schakelen, alsmede een tweede schakelaar, waarmee de synchroonmotor in rechtse of linkse richting kan draaien. De draaiing geschiedt met een eenparige snelheid, hierdoor ontstaat slechts een labyrinthreactie bij het aanzetten en het stoppen van de motor. Dit stoppen geschiedt zeer snel, doordat een reminrichting is aangebracht op de as van de motor, waarbij een remschoen op een schijf wordt gedrukt. De draaiing wordt hierdoor beëindigd in een fractie van een seconde.

De duivenhouder is gemaakt naar de beschrijving van MOWRER en bestaat uit een halve cylinder met een straal van 5 cm en 18 cm lengte, waarin de duif zo is bevestigd, dat alleen de kop kan bewegen. De poten worden langs de romp naar achteren gestrekt; vervolgens wordt het dier in een doek gewikkeld, zodat de kop en hals er buiten steken, daarna wordt het in de duivenhouder vastgebonden. De as van de draaibeweging zit ter hoogte van de borst van het dier. Door het hoornen gedeelte van de ondersnavel wordt een klein lusje van hechtzijde gebracht. Hieraan wordt een draad vastgemaakt, die door een glazen oogje gaat, dat naast de kop van het dier aan de duivenhouder is bevestigd. Vervolgens gaat de draad over een katrolletje boven de duif loodrecht naar boven en daarna over een paar andere katrolletjes naar de verticaalschrijver. Het stuk draad, dat loodrecht naar boven loopt, moet precies in de as van de draaibeweging liggen. Bij de rotatie ontstaat

alleen enige torsie in dit verticale stuk draad, maar de registratie van de kopbewegingen wordt hierdoor niet gehinderd. De draad moet soepel glijden om de bewegingen van de kop zo nauwkeurig mogelijk te kunnen volgen. Dunne naaizijde voldeed in dit opzicht het beste. Aan de as van de duivenhouder is een metalen tongetje bevestigd, dat bij iedere omwenteling contact maakt en daardoor een stroom sluit, die op een schrijver werkt, zodat bij iedere omwenteling op het kymographion een verticaal lijntje wordt geregistreerd. Bij het begin van de rotatie wordt het toestel zo geplaatst, dat, als de draaiing begint, onmiddellijk contact wordt gemaakt. De rotatie wordt altijd afgebroken, onmiddellijk nadat contact is gemaakt, zodat niet alleen het aantal omwentelingen, maar ook begin en eindpunt van de rotatie op de trommel wordt aangegeven.

Op de as van de duivenhouder is ook een cylinder bevestigd met een diameter van 47 cm en een hoogte van 25 cm. De wand is verdeeld in 10 witte en 10 zwarte strepen, de eerste zijn 10 cm, de tweede 5 cm breed. De trommel kan van boven worden afgesloten met een deksel, waarin een opening is voor de bovengenoemde draad, die de kopbewegingen overbrengt naar de verticaalschrijver. Bodem en deksel van de trommel zijn beschilderd met afwisselend witte en zwarte sectoren, overeenkomende met de verticale banen van de trommelwand. Het bleek absoluut noodzakelijk te zijn om de trommel van boven af te dekken, omdat anders dikwijls geen optokinetische nystagmus kon worden opgewekt. We hebben hier dus blijkbaar met een staarnystagmus te doen. De cylinder wordt aangedreven door een kleine wisselstroommotor, op de as hiervan zijn twee wieltes met banden van massief gummi gemonteerd. Door een van de wieltes tegen de onderkant van de trommel te plaatsen kon deze in beweging worden gebracht. Hiertoe is de motor zodanig op een statief geplaatst, dat hij omgekeerd en tevens omhoog en omlaag gedraaid kon worden. Door de motor om te keren kon het tweede wielte tegen de trommel worden geplaatst, waardoor deze in tegengestelde richting draait. De snelheid wordt door een weerstandsbank geregeld.



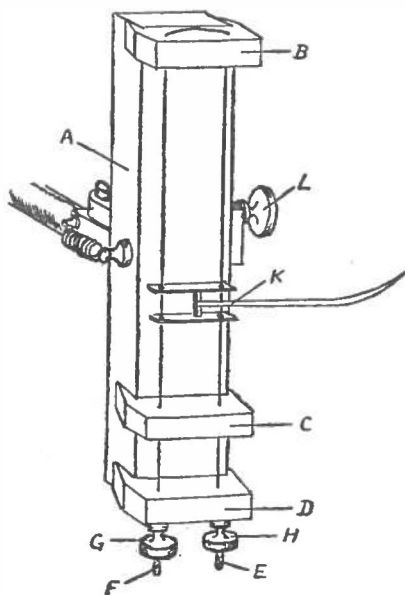
Op deze wijze zijn er allerlei mogelijkheden; de duif kan draaien, terwijl de cylinder stilstaat, de duif en de cylinder kunnen tegengesteld of wel met verschillende snelheid in dezelfde richting draaien. Verder is het mogelijk met een schroef de trommel vast te zetten op de as van de duivenhouder. Duif en trommel draaien dan met dezelfde snelheid in gelijke richting.

Aan de cylinder is een dergelijke contactinrichting bevestigd als aan de duivenhouder, die ook op dezelfde wijze werkt.

Voor het verkrijgen van een goede curve is het nodig, dat een verticaalschrijver wordt gebruikt; de constructie daarvan heeft enige moeite gekost. Aanvankelijk werd die van BIJLSMA gebruikt. Hierbij worden de uitslagen belangrijk vergroot weergegeven, zodat dit apparaat niet zo geschikt is om enigszins uitgebreide bewegingen te registreren. Dit werd bij dit onderzoek als een groot nadeel ondervonden, want de snavel van de duif maakt in de regel tijdens de draaireactie uitslagen van enkele centimeters. Bovendien is de wrijving van dit apparaat aanzienlijk, zodat het niet aan de gestelde eisen voldeed. MOWRER gebruikte bij zijn onderzoekingen een schrijver, die glijdt langs twee evenwijdige metalen staafjes. Dit toestel voldeed evenmin, steeds bleef namelijk de schrijver plotseling hangen. De volgende constructie — die een wijziging is van het toestel van MOWRER — bleek eindelijk in alle opzichten aan de gestelde eisen te voldoen (fig. 2).

Op een sterke, onbuigbare koperen plaat A van 20 cm lengte en  $3\frac{1}{2}$  cm breedte zijn de koperen dwarsstukken B, C en D loodrecht bevestigd. De afstand tussen B en C is 15 cm. In deze 3 stukken zijn kleine gaatjes geboord, zeer nauwkeurig op  $2\frac{1}{2}$  cm afstand van elkaar. Een gladde staaldraad, zoals die wordt gebruikt voor het monochord van STRUYCKEN, wordt door deze openingen getrokken; de beide einden worden vastgemaakt aan de beide staafjes E en F. Deze staafjes zijn van een schroefdraad voorzien. Hier over heen worden de moeren G en H gebracht. Door deze moeren aan te draaien worden de beide delen van de staaldraad tussen B en D recht getrokken. De gaten in het

dwarsstuk D moeten daardoor wat ruimer en diensten-gevolge onnauwkeuriger worden dan die in B en C. De koperen plaat C dient derhalve om te zorgen, dat de beide delen van de staaldraad nauwkeurig evenwijdig lopen. Langs de draden glijdt tussen B en C de schrijver, die is bevestigd aan een slede van zeer licht aluminium. In punt



Figuur 2.

K, dicht bij de aanhechting van de wijzer aan de slede, wordt de zijden draad, die de bewegingen overbrengt, vastgemaakt. De staaldraad wordt met dunne olie, zoals die door horlogemakers wordt gebruikt, gesmeerd. Wanneer te veel olie wordt gebruikt, heeft de slede neiging om aan de draden te blijven kleven en zakt dan niet meer door eigen zwaarte naar beneden. Het beste is een klein watje met olie te bevochtigen en hiermee even langs de draden te strijken.

Met de schroef L, kan de verticaalschrijver in het horizontale vlak worden verplaatst.

Het geheel is opgesteld in een donkere kamer om de proeven van MOWRER, zoals die zijn beschreven in hoofdstuk II, te kunnen doen. Voor de verlichting wordt een sterke lamp gebruikt van 1000 kaars. Er moet nl. voldoende licht zijn in de cylinder. Het licht valt door het deksel, dat van dun karton is gemaakt; het middelste gedeelte is voor de betere doorschijnendheid van perkament, geheel centraal is een kleine opening, waardoor het dier ook steeds kan worden gecontroleerd. Op deze manier wordt een mooie, gelijkmatige verlichting in de optokinetische trommel verkregen. Aanvankelijk werd de lamp zo dicht mogelijk boven het deksel geplaatst, het bleek evenwel, dat de reactie hierdoor niet werd verbeterd, waarschijnlijk werd de duif door te sterk licht verblind. De beste resultaten werden verkregen bij een matige verlichting in de cylinder.

Op de fig. 3 en 4 is de proefopstelling te zien. Fig. 3 geeft een overzicht van de gehele proefopstelling. Fig. 4 is een detailopname. Hierbij is de deksel van de rotatietrommel verwijderd om de duif in situ te laten zien.

## HOOFDSTUK V

### EIGEN ONDERZOEKINGEN OVER DE DRAAI- REACTIE BIJ NORMALE DUIVEN.

In het geheel zijn onderzocht 59 normale duiven. Hiervan gaven 21 onbruikbare curven, doordat de duiven niet rustig waren en steeds hinderlijke kopbewegingen optraden. Een 90-tal curven werd geheel in donker gemaakt. Hierbij heeft men alleen te maken met de vestibulaire reacties: de draaireactie en de nareactie. Door het draaien in donker worden de optokinetische reacties en eventuele storingen door de fixatie van een punt in de omgeving geheel uitgeschakeld. Er werd steeds in beide richtingen gedraaid, waarbij zowel de draaireactie als de nareactie werden geregistreerd. Er is een zeer opvallend verschil in intensiteit en duur van de labyrintaire reacties bij de verschillende duiven. Enkele voorbeelden zijn:

Duif 619: Draaien naar links in donker.

Draainystagmus 25"; nanystagmus 27".

Duif 599: Draaien naar links in donker.

Draainystagmus 11"; nanystagmus 3".

Bij dezelfde duif werd op verschillende tijdstippen ook een groot onderscheid gevonden. Bijvoorbeeld:

Duif 608: Draaien naar rechts in donker.

18-10-1941: draainystagmus 20"; nanystagmus 12"

21-10-1941: „ 18"; „ 3".

Ook de onderlinge verhouding tussen draai- en nanystagmus is zeer wisselend. Bijvoorbeeld:

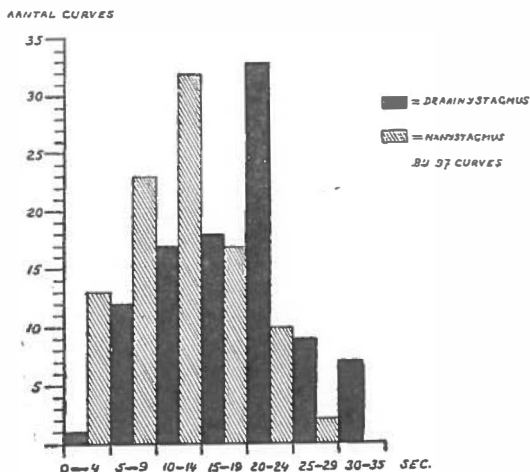
Duif 618: Draaien naar links in donker.

1-10-1941: draainystagmus 26"; nanystagmus 13".

2-10-1941: „ 2"; „ 14".

Bij deze duif is in het eerste geval de draainystagmus tweemaal zolang als de nanystagmus, in de tweede curve is echter de nanystagmus 7 maal zolang als de draainystagmus.

Dit is wel het meest extreme geval, maar bij de meeste duiven werden toch opvallende verschillen vastgesteld. De verschillen in reactieduur hangen nauw samen met de toestand, waarin de duif verkeert, de vulling van de krop en de omstandigheden, waaronder de proefneming plaats vindt.



Figuur 5.

In de graphiek van fig. 5 zijn de duur van de nystagmus (absis) en het aantal curven van normale duiven (ordinaat) uitgezet. Er blijkt uit, dat de normale duur van de draainystagmus het vaakst ligt bij  $\pm 20''$ , de nanystagmus duurt iets korter.

BÁRÁNY heeft er reeds op gewezen, dat bij piloten en acrobaten geringere vestibulaire reacties worden verkregen dan bij individuen met een minder „geoeffend” labyrinth. Iets dergelijks werd bij deze proefnemingen ook gezien. De jonge duiven van  $\pm 6$  weken oud gaven de mooiste resultaten. De oudere postduiven vertoonden doorgaans veel geringere nystagmus. Werde een duif onderzocht, nadat hij pas was gevangen na een voor het dier opwindende jacht, dan werd de curve anders dan wanneer het dier enige

tijd voor het onderzoek rustig in een hokje had gezeten. In het laatste geval was de curve vlakker en de nystagmus korter van duur, maar tevens veel minder gestoord door willekeurige bewegingen. Er werd daarom gezorgd, dat de omstandigheden zoveel mogelijk gelijk waren. De duif werd 6 uren voor het onderzoek in afzondering gezet in een klein hok en kreeg in die tijd geen voer. Verder werden bij voorkeur jonge dieren genomen van ongeveer dezelfde leeftijd. Toch waren de resultaten nog zeer verschillend. Om uit een dergelijk onderzoek enige conclusies te kunnen trekken, is het dus nodig om over een uitgebreid materiaal te beschikken.

Voor de kliniek zijn deze gegevens ook van betekenis. Wil men een quantitatief onderzoek doen over de vestibulaire reacties, dan is een herhaald onderzoek noodzakelijk en er moet rekening worden gehouden met de toestand, waarin de patient zich bevindt. Naar gelang van de omstandigheden zal de reactie verschillend zijn. Verder kunnen de waarden individueel verschillen, zonder dat dit pathologisch behoeft te zijn. Van overwegend belang is de verhouding tussen de gemiddelde reacties naar beide zijden. Dit geldt zowel voor de kliniek als in het laboratorium.

Merkwaardig was, dat dezelfde duif met de kleine schijf in het vorige hoofdstuk beschreven vaak duidelijker resultaten gaf dan met het grote apparaat. Dit had zijn oorzaak waarschijnlijk in het gebruik van de kopkap, welke alleen bij de kleine schijf werd gebruikt. Het grote toestel was namelijk in een donkere kamer opgesteld. Had het dier ook hierbij de kopkap op, dan hield het zich in de regel veel rustiger. Volgens BORRIES heeft de kopkap geen andere invloed, dan dat hij de visus uitsluit. Hij heeft gelijk, wanneer hij zegt, dat de „hypnotic state of animals” hiermee niets heeft te maken. Het dier is evenwel met de kopkap op veel rustiger. Het spreekt nu wel vanzelf, dat men voor het bestuderen van de vestibulaire reacties bij de duif gebruik maakt van een kopkap, of, zoals door MOWRER is aangegeven, door een curve in het donker te maken. Het is zonder twijfel een verdienste van BORRIES, dat hij op de grote betekenis van het uitschakelen van de

visus door het gebruik van een kopkap heeft gewezen. EWALD heeft de vestibulaire en optokinetische nystagmus niet duidelijk van elkaar onderscheiden. Daardoor zijn verschillende van zijn conclusies niet juist.

Fig. 6 is een typisch voorbeeld van een curve opgenomen bij een normale duif, in donker gedraaid naar links. Onder de curve zijn twee lijnen. De bovenste geeft de tijd aan met intervallen van 1 seconde. De onderste lijn geeft telkens een uitslag, wanneer de duif eenmaal is rondgedraaid. Dit gebeurt door een electrisch contact, dat ook het begin van de rotatie aangeeft. De rotatie-snelheid bedroeg steeds één omwenteling in 2 seconden. Een snellere beweging was niet nodig en bovendien onpractisch. Het is namelijk van belang onmiddellijk de vereiste snelheid te bereiken en een eenparig versnelde beweging te vermijden, daar hierdoor de vestibulaire prikkel te lang zou duren. Hier werd na 20 rotaties gestopt. De draaireactie duurde soms vrij lang en daarom was het bij deze onderzoeken dikwijls nodig om langer te draaien dan het gebruikelijke 10 maal in 20". Bij verschillende duiven was de draaireactie dan nog aanwezig.

In dit geval (fig.6) maakt de kop een beweging tegengesteld aan de draaiing en tegelijkertijd beginnen de nystagmusbewegingen, en wel een snelle beweging in de richting van de rotatie en een langzame tegengesteld. De nystagmusbewegingen bereiken na enkele seconden hun maximum en houden geleidelijk op, waarbij de kop weer naar de mediaanlijn teruggaat. Bij het stoppen maakt de kop een beweging naar links en treedt er een nystagmus op met de snelle phase naar rechts. De kopbeweging naar links bereikt ook geleidelijk zijn eindstand, waarbij de nystagmusbewegingen steeds kleiner worden en tenslotte ophouden. Daar de nystagmus genoemd wordt naar zijn snelle phase, hebben wij dus hier in het begin van de rotatie een kopbeweging tegengesteld aan de draairichting en een nystagmus gelijk aan de draairichting. Bij de nareactie is de kopdeviatie gelijk aan de draairichting en de nystagmus tegengesteld aan de richting van de rotatie.

De nystagmus is niet altijd even sterk uitgesproken, maar ontbreekt evenals de kopdeviatie nooit. Er is een duidelijke samenhang tussen deze twee, bij een geringe kopdeviatie bestaat vaak een sterke nystagmus en omgekeerd is bij een sterke kopdeviatie de nystagmus vooral in intensiteit, maar ook wel in duur, dikwijls weinig uitgesproken. Bij de mens, die alleen een oognystagmus heeft, is misschien iets dergelijks aanwezig. Het is bekend, dat de nystagmus het sterkst is, als de blik gericht wordt in de richting van de snelle phase. Bij een willekeurige deviatie van de ogen in de richting van de langzame phase, is de nystagmus veel minder uitgesproken. Dit wordt verklaard door veranderingen van de tonus in de oogspieren. Bij de duif kon hetzelfde worden verklaard door een verandering van de tonus in de halsspieren.

EWALD heeft deze draaireactie uitvoerig beschreven en verklaart de kopdeviatie als volgt. Allereerst probeert de kop zijn stand in de ruimte te behouden. Dit noemt hij de „Reaktionsbewegung”. Daarna blijft de kop aldoor bij de draaibeweging achter. Hij verklaart dit door de wet van de inertie en noemt dit „Remanens”. Wanneer dit laatste juist was, dan zou tijdens de rotatie de kop niet meer naar de mediaanlijn terugkeren.

Van een „Reaktionsbewegung”, die volgens EWALD begint vóór de nystagmus, is bij deze proefnemingen nooit iets gebleken. Steeds is er een geleidelijke deviatie, die tijdens de nystagmus ontstaat en blijkbaar van vestibulaire oorsprong is. Bovendien is door onderzoek bij dubbelzijdig labyrinthloze duiven gebleken, dat zowel bij draaien als na het draaien de reactie geheel ontbreekt. De nystagmus is geheel afwezig en er is geen deviatie van de kop bij de gewone wijze van draaien. Dit onderzoek is ook door ons herhaaldelijk bij dubbelzijdig labyrinthloze duiven verricht.

Fig. 7 geeft weer een draaireactie geheel in het licht, de visus is dus intact. Het is weer een typisch voorbeeld gekozen uit 52 curven. Het begin is als in fig. 6. Er is een kopdeviatie tegengesteld aan de draairichting en een



nystagmus gelijk gericht aan de rotatie. De uitslagen zijn echter direct intensief en blijven gedurende de gehele draaiing bestaan. Na het stoppen treedt een kopdeviatie op gelijk aan de draairichting en een korte nanystagmus in tegengestelde richting. De nystagmus tijdens de draaiing wordt kennelijk onderhouden door optische prikkels, zoals MOWRER ook heeft aangetoond. Hij spreekt van „pursuit movements” en heeft dus blijkbaar de kijknystagmus op het oog. Dit is vanzelfsprekend niet geheel juist, ook de staarnystagmus zal hier van invloed zijn en speelt bij onze proefopstelling zeker de grootste rol. De nareactie is kort. Het dier heeft nu gelegenheid om zijn blik te fixeren. Er is evenwel nog een andere oorzaak, dat er een verschil is in de nareacties van fig. 6 en 7. Behalve licht en donker is er nog een ander principieel onderscheid in de situatie van fig. 6 en fig. 7. In het eerste geval is bij het stoppen de kop volkomen in rust, in het tweede geval is bij het stoppen een sterke nystagmus aanwezig. Dit kan van betekenis zijn voor de nareactie. Hierop is door BÁRÁNY de aandacht gevestigd bij de mens. Wanneer het hoofd werd stilgehouden, was de nanystagmus veel langduriger dan wanneer het hoofd met schokkende bewegingen de rotatie volgde, dus een poging deed om de kopnystagmus van de duif na te bootsen. Hij verklaart dit hierdoor, dat de cristae telkens prikkels moeten verwerken in tegengestelde richting, zodat de ene de andere opheft. Iemand, die zijn hoofd snel  $180^\circ$  draait, krijgt geen nystagmus. De prikkel bij het begin van de draaibeweging wordt dan namelijk het volgende ogenblik geneutraliseerd door een tegengestelde prikkel. GRIFFITH en MOWRER hebben deze proeven van BÁRÁNY ook genomen en zijn tot dezelfde resultaten gekomen.

De nareactie, die op fig. 7 is te zien, is onder deze omstandigheden niet altijd aanwezig. Zij is steeds zeer kort. Volgens EWALD is deze nareactie steeds afwezig, omdat gedurende het draaien nog nystagmus bestaat. Dit is beslist niet juist.

Fig. 8 is het typische resultaat (24 curven) van een duif, die in donker wordt gedraaid, terwijl dadelijk na het draaien

het licht opgaat. In deze curve begint onmiddellijk bij het begin van de rotatie een nystagmus in dezelfde richting, pas daarna treedt de kopdeviatie op tegengesteld aan de rotatie. De nystagmus wordt onderbroken door enkele willekeurige bewegingen. Tegen het einde van de draaiing is de kop volledig in rust. De nareactie vertoont een zeer sterke deviatie in de draairichting en een nystagmus, die veel korter is dan in fig. 6, maar toch langer is dan in fig. 7.

De verkorting is te verklaren, doordat het dier zijn blik kan fixeren en daardoor de nystagmusbewegingen kan onderdrukken. Door de proeven van BÁRÁNY c.s. zou worden verklaard, waarom de nareactie langer duurt dan in fig. 7, namelijk doordat de vestibulaire prikkeling in dit geval sterker is. De kop is nu bij het stoppen van de draaiing in rust.

In fig. 9 vindt de draaiing plaats in licht, de nareactie evenwel in donker. Deze curve is als typisch voorbeeld gekozen uit 25. Het dier is dus niet in staat zijn blik te fixeren en daardoor de nystagmus te beperken. De draainystagmus bestaat weer gedurende de gehele rotatie en er is weer een kopdeviatie, die geleidelijk tijdens de nystagmus ontstaat.

BORRIES zag in het begin een snellere nystagmus door de cumulatie van optische en vestibulaire nystagmus. Iets dergelijks werd ook door DE KLEYN vastgesteld. Beide invloeden werken samen in het begin van de rotatie. Dit kan zich op twee manieren uiten: 1. door een grotere frequentie en 2. door grotere uitslagen. De nareactie duurt lang, namelijk ruim 20 seconden en verdient daarom wel enige bijzondere aandacht.

ADDAM heeft erop gewezen, dat de optokinetische nystagmus een nareactie geeft en daarin ligt ook de verklaring van fig. 9. Eerst zien wij na de draaiing een beweging van de kop in de draairichting met enkele nystagmusbewegingen tegengesteld aan de draainystagmus, dus naar links. Daarna echter krijgen wij weer een nystagmus naar rechts, die verscheidene seconden aanhoudt. Blijkbaar is dit een optokinetische nanystagmus. Tijdens de draaiing

werken dus vestibulaire en optokinetische prikkels samen. Na de rotatie geeft echter de vestibulaire reactie een nystagmus tegengesteld aan de optokinetische. De mogelijkheid bestaat, dat de vestibulaire reactie hierdoor wordt geremd. Geheel zeker is dit niet, omdat in dit geval de vestibulaire prikkel verzwakt is, zoals uit de proeven van BÁRÁNY bleek. In ieder geval breekt na de draaiing eerst de vestibulaire nareactie zich baan. Het wekt de indruk, dat de optokinetische nanystagmus zolang wordt opgeschort, totdat de vestibulaire prikkel is uitgewerkt. Deze bevindingen zijn geheel in overeenstemming met die van MOWRER.

In fig. 10 draait de duif naar rechts en de trommel met de verticale strepen draait eveneens naar rechts, maar in een sneller tempo. Hier is dus de situatie geheel anders dan in fig. 9, waar de trommel stilstaat. In het laatste geval beweegt namelijk voor de duif het gezichtsveld naar links, terwijl hijzelf naar rechts draait. In fig. 10 draait de duif naar rechts en, daar de trommel sneller draait, beweegt zich nu het gezichtsveld ook naar rechts ten opzichte van het dier. Het gevolg is, dat vestibulaire en optokinetische prikkel tijdens de draaiing tegengesteld gericht zijn.

De curve vertoont in het begin een duidelijke vestibulaire reactie, de kop devieert naar links en er is een nystagmus in de draairichting. Eindelijk echter keert de kop terug naar de mediaanlijn en er ontstaat een optokinetische nystagmus naar links. De vestibulaire prikkel is nu uitgewerkt, om storende optische invloeden uit te schakelen vindt de nareactie in het donker plaats. Wij hebben dus nu te doen met de optokinetische + vestibulaire nareactie. Deze twee invloeden werken nu samen, namelijk een vestibulaire en een optokinetische nanystagmus beide naar links gericht. De nystagmus begint onmiddellijk na de rotatie met zeer grote uitslagen. Verder is er een flinke kopdeviatie naar rechts, als deze zijn uiterste stand nadert, wordt de nystagmusbeweging snel kleiner. Dit wijst er ook weer op, dat de kopdeviatie een remmende invloed heeft op de nystagmusbeweging.

Verder is ook deze curve weer een bewijs voor de opvatting van MOWRER. Eigenaardig is bij deze curve, dat er enige tijd nodig is, alvorens de vestibulaire nystagmus overgaat in de optokinetische. Het omgekeerde is niet gevonden. Er zijn bijvoorbeeld proeven genomen, waarbij eerst de trommel ging draaien en pas na een 20-tal seconden de duif. Onmiddellijk sloeg dan de optokinetische nystagmus om in een vestibulaire nystagmus met grote uitslagen. Bij de bespreking van fig. 9 was reeds opgemerkt, dat eerst de vestibulaire reactie zich baanbreekt en pas daarna de optokinetische prikkel tot uitwerking komt. De hier besproken verschijnselen wijzen er ook op, dat, wanneer de prikkels tegengesteld zijn gericht, de optokinetische voor de vestibulaire wijkt. Hierbij moet echter in aanmerking worden genomen, dat met zeer sterke vestibulaire prikkels wordt gewerkt.

De eigen onderzoeken bij normale duiven geven dus in de grote lijn een volkomen bevestiging van de resultaten van MOWRER. Wij hebben dezelfde 4 mogelijkheden onderzocht: 1. draaien en nareactie in donker; 2. draaien en nareactie in licht; 3. draaien in donker, nareactie in licht; 4. draaien in licht en nareactie in donker. De reactie en de nareactie verliepen juist, zoals door MOWRER werd beschreven. Aan deze 4 mogelijkheden werd nog een 5de toegevoegd door het gezichtsveld sneller dan het dier te laten draaien. Het resultaat hiervan kan gemakkelijk in verband met de overige resultaten worden verklaard.

## HOOFDSTUK VI

### DRAAIREACTIE BIJ GEDECEREBREERDE DUIVEN

#### *Techniek der decerebratie.*

Deze komt vrijwel geheel overeen met de methode, zoals door VISSER werd beschreven. De duif wordt onder narcose gebracht door een glazen cylindertje, waarin een watje met aether, over de snavel te schuiven. Nadat de veren met een kromme schaar zijn verwijderd, wordt de huid op het schedeldak in de mediaanlijn geïncideerd. Het periost wordt afgeschoven. Iets lateraal wordt in de schedel een kleine opening gemaakt, van waaruit het bot verder wordt weggenomen, waarbij de dura eerst zorgvuldig wordt gespaard. Met het oog op de bloeding uit de sinus longitudinalis blijft in de mediaanlijn een smalle beenspang staan. Nadat de beide hemisferen goed bloot zijn gelegd, wordt in de dura mater een dwarse snede gemaakt. Dit vlies wordt dan naar voren en achteren omgeklapt. De achterkwab wordt nu opgetild en op zij geschoven, waardoor de pedunculus cerebri te zien is. Deze wordt doorgesneden en de hemispheer kan uit de schedel worden gelicht. Op dezelfde wijze wordt ook de andere zijde verwijderd.

Er werden een groot aantal duiven geopereerd en onderzocht, maar slechts bij 8 gedecerebreerde duiven werden belangrijke resultaten verkregen. Ook hier werden dieren genomen, die goede vestibulaire en optokinetische reacties vertoonden.

Fig. II toont de curve van de draaireactie van een gedecerebreerde duif in donker gedraaid. Zeer fraai zijn de snelle en de langzame phase van de kopnystagmus te zien. Deze verlopen tegengesteld bij het begin van het draaien

(de eigenlijke draaireactie) en bij de nareactie. Dit alles is in principe volkomen hetzelfde als bij de normale duif (fig. 6). Op deze wijze werden 19 curven verkregen. Hier zijn dus uitsluitend de vestibulaire reacties in het spel. Het feit, dat de cortex cerebri is weggenomen, maakt, dat bewuste indrukken zijn uitgeschakeld, het dier wordt tot een reflex-organisme. Door tal van onderzoeken, vooral bij zoogdieren, is reeds lang bewezen, dat de vestibulaire reacties na verwijdering van de grote hersenen nog volkomen intact zijn. Uit deze curve van fig. 11 blijkt, dat de vestibulaire reacties nog duidelijker aanwezig zijn dan bij het normale dier. Later zal blijken, dat de optokinetische nystagmus minder sterk is uitgesproken na decerebratie. Wij krijgen dus een tegenstelling in de intensiteit tussen de vestibulaire en de optokinetische nystagmus bij de normale en de gedecerebreerde duif.

Vergelijken wij nu deze curve van fig. 11 met het analogon bij de normale duif van fig. 6, dan blijkt de kopdeviatie in het begin en na de rotatie aanwezig te zijn, doch veel minder sterk, terwijl de nystagmus veel intensiever is. De uitslagen van de kopbewegingen zijn zeer groot. Dit komt overeen met wat vroeger reeds is opgemerkt, nl. dat de kopdeviaties omgekeerd evenredig zijn met de intensiteit van de nystagmus.

In fig. 11 duurt de draainystagmus  $\pm 27$  sec., de nanystagmus  $\pm 24$  sec. Bij beiden houden de bewegingen geleidelijk op. Bij alle 19 curven lagen de waarden vrij hoog voor de draainystagmus en wel op 10 curven boven de 30 sec., 7 boven de 20 sec. en 2 boven de 15 sec. De nareactie was in de regel korter en wel: 2 beneden de 10 sec., 9 tussen 10 en 20 sec., 3 tussen 20 en 30 sec., 1 boven 30 sec. De spreiding der getallen is minder groot dan bij de normale duif, ook de gewenning is niet zo duidelijk.

Duif 620 is na decerebratie 8 maal in donker gedraaid naar links.

24 Sept. 1940: draainystagmus 27 sec., nanystagmus 23 sec.

8 Nov. 1940: draainystagmus 30 sec., nanystagmus 22 sec.

De draainystagmus varieerde van 27 — 37 sec., de nanystagmus van 21 — 28 sec.

In fig. 11 valt ook op een zekere gelijkvormigheid tussen draai- en nareactie. Dit is ook niet te verwonderen. Nu de corticale invloeden zijn uitgevallen, verlopen de reflex-bewegingen ongestoord en worden door hun eigen wetmatigheid bepaald. Dezelfde vestibulaire prikkels geven nu veel meer eenzelfde reactie. De aanwezigheid van de cortex heeft blijkbaar dikwijls een remmende functie op de afloop van de reactie. Onder verschillende omstandigheden en op verschillende dagen werden hierdoor bij normale duiven dikwijls reacties verkregen, die zeer sterk wisselen in duur en intensiteit.

Fig. 12 is een curve, waarbij een gedecerebreerde duif in licht wordt gedraaid. Zowel bij de draai- als nareactie speelt de visus dus een rol. De nareactie is nu korter dan in fig. 6, hetgeen verklaard kan worden uit de verzwakking van de nareactie door de tegengesteld gerichte optokinetische nystagmus en doordat de kop niet in rust is bij het beëindigen van de rotatie (BÁRÁNY). Toch is de duur nog vrij lang,  $\pm 6$  sec., en de bewegingen vertonen een grote uitslag. Het gedecerebreerde dier is niet in staat zijn blik te richten op een punt in de omgeving. Dat kan de reden zijn, waarom deze nareactie zoveel langer is dan in fig. 7 bij de normale duif.

Op fig. 13 wordt de gedecerebreerde duif in donker gerotereerd, terwijl de nareactie plaats vindt in licht. Er is nu geen optokinetische nareactie en toch is de nareactie belangrijk geringer dan in fig. 11. Dus moet er een tot dusverre nog niet besproken factor in het spel zijn. TER BRAAK heeft aangetoond, dat er reeds een optokinetische nystagmus kan ontstaan, wanneer zich een klein beeld over korte afstand over de retina verplaatst. Zo zal er in dit geval ook een optokinetische reactie ontstaan tengevolge van de kopbewegingen bij de vestibulaire nystagmus, die dan ook zijn invloed zal doen gelden en verantwoordelijk is voor de verkorte nareactie.

Fig. 14 is te vergelijken met fig. 9. De draaiing geschiedt in licht, na het stoppen wordt onmiddellijk donker gemaakt.

Er zijn geringere kopdeviaties dan bij de normale duif. In principe is de reactie verder gelijk. De vestibulaire nareactie duurt  $\pm 10$  sec. en na een korte latente periode van een paar sec. ontstaat de optokinetische nareactie, die in dit geval  $\pm 16$  sec. duurt. Het verloop is dus blijkbaar zo, dat in het begin de vestibulaire prikkel overweegt, deze wordt afgeremd en er volgt een vrij langdurige optokinetische nareactie. Deze duurt tot 26 sec. na het einde der rotatie, dat is een tijdsduur, die nooit is gevonden bij een optokinetische nareactie zonder vestibulaire prikkel. Mogelijk blijft dus tijdens de vestibulaire nareactie de prikkel voor de optokinetische nareactie intact aanwezig en ontlaadt zich, wanneer het vestibulum is uitgewerkt. Het tijdstip wordt dus alleen verschoven.

Uit de beschreven proefnemingen blijkt, dat de reacties bij de gedecerebreerde duif in wezen niet verschillen van die bij de normale duif. Vestibulaire en optokinetische nystagmus zijn bij beide aanwezig, er is steeds een additie, de beide nystagmusvormen versterken of verzwakken elkaar naar gelang van de richting. De oorspronkelijke componenten zijn hierbij niet te onderkennen. De vestibulaire nystagmus verloopt dus geheel subcorticaal en de optokinetische ook, voor zover dit de staarnystagmus betreft. Toch zijn er wel enige verschillen. Bij de gedecerebreerde duif is de kopdeviatie veel minder sterk, daarentegen is de vestibulaire nystagmus veel sterker dan bij de normale duif. De optokinetische nystagmus is duidelijker bij de normale duif, dit kan misschien worden verklaard door aanwezigheid van een kijknystagmus.



## HOOFDSTUK VII

### DRAAIREACTIE UITGAANDE VAN ÉÉN ZIJDE.

In vorige hoofdstukken is reeds uitvoerig over de draai-reactie gesproken en hoe men zich voorstelt, dat deze tot stand komt. Er is vermeld, dat EWALD heeft beschreven, dat bij de duif door afwijkingen van de crista naar beide zijden reacties kunnen worden opgewekt. Terwijl echter in de horizontale booggangen een ampullopetale stroming een veel sterkere prikkel geeft, is in de verticale booggangen juist het omgekeerde het geval en wordt de sterkste prikkel door een ampullofugale stroming veroorzaakt. Er wordt tot op de huidige dag sterk getwijfeld of deze wet van EWALD wel algemene geldigheid heeft voor alle gewervelde dieren en ook voor de mens. De resultaten bij verschillende proefdieren zijn soms met elkaar in strijd. STEINHAUSEN vond bij de snoek hetzelfde, wat reeds door CRUM BROWN was aangenomen: de crista geeft slechts een reactie naar één zijde. Daarentegen vonden LÖWENSTEIN en SAND bij de snoek een reactie naar beide zijden. Hetzelfde zien wij bij de kikker. TARR en MACNALLY vonden een reactie slechts naar één zijde. LEDOUX vond een duidelijke reactie naar beide zijden in deze zin, dat bij draaiing naar één zijde een versterking en bij draaiing in de tegenovergestelde richting een vermindering van de spontane elektrische activiteit kon worden vastgesteld.

Meestal wordt aangenomen, dat de wetten van EWALD ook gelden voor de mens. RUTIN beschreef het resultaat van de draaireactie bij eenzijdig labyrinthloze mensen. Na verwoesting van één labyrinth is althans bij prikkeling van de horizontale cristae een reactie naar beide zijden aanwezig. Maar er is een groot verschil in de tijdsduur en de intensiteit van de nystagmus in de zin van EWALD, de ampullopetale stroming geeft bij de horizontale boog-

gangen een sterkere prikkel dan de ampullofugale. In een aantal gevallen treedt op de duur *compensatie* op. Door veranderingen in de vestibulaire centra wordt de reactie naar beide zijden gelijk. De reactie is dan steeds minder sterk dan de reactie bij de normale mens.

In de laatste tijd zijn door MEES TEN OEVER en HULK argumenten aangevoerd op grond van een onderzoek van de draaireactie bij de mens, die ook twijfel geven over deze opvattingen. Bij MEES TEN OEVER bestaat vooral een andere opvatting over de verticale booggangen. Het onderzoek van HULK geschiedde met de zwakke prikkels volgens VAN EGMOND, GROEN en JONGKEES.

Een moeilijkheid van de onderzoekingen bij zoogdieren en bij de mens is, dat onmiddellijk na de labirynthuitval zeer sterke stoornissen bestaan met een sterke nystagmus. Indien de patient kan worden gedraaid, is reeds centrale compensatie opgetreden. Deze heftige stoornissen onmiddellijk na de operatie bestaan niet bij de duif. Hier wordt echter in het verdere beloop hinder ondervonden van de kopverdraaiing. De kop heeft voortdurend neiging om scheef te staan. Hierdoor worden ook cristae van verticale booggangen geprikkeld.

Wil men door middel van de draaireactie het effect van ampullopetale en -fugale endolymphestroming in de horizontale booggang aan één zijde onderzoeken, dan moet de crista aan de andere zijde worden uitgeschakeld. Dit kan gebeuren op twee manieren. 1. Door labirynth-exstirpatie. Er kan dan van de geopereerde kant geen storende draaireactie optreden. Een nadeel is, dat deze operatie nogal ingrijpend is. 2. Door de contralaterale booggang door te snijden. Dit is een veel eenvoudiger ingreep. Beide methoden zijn hier gebruikt.

### Eenzijdige labirynthexstirpatie.

Deze operatie geschiedt ongeveer op de wijze als door EWALD werd beschreven. Er zijn enkele wijzigingen aangebracht, waardoor de duur wordt verkort. De narcose is dezelfde als bij de decerebratie.

Op  $\pm 5$  mm achter de uitwendige gehoorgang wordt een verticale huidincisie gemaakt. Nadat de huid in beide richtingen loodrecht op de incisie is afgeschoven, worden met een raspatorium de halsspieren over een klein oppervlak losgemaakt. Het bot wordt, zoals door EWALD is aangegeven, voorzichtig verwijderd, de beenbalkjes worden opgeruimd tot alle kanalen goed zichtbaar zijn. Nu wordt de bloedsinus, die langs de horizontale booggang loopt, achter en voor dichtgebrand. Het horizontale kanaal wordt weggebroken, de beide voorste ampullen worden ruim geopend en het dak van het vestibulum wordt verwijderd, dit alles met een zeer smal maar stevig raspatorium. Het vliezige labirynth ligt nu bloot. Een der voorste ampullen wordt met een fijn pincet gepakt. Deze wordt voorzichtig naar buiten getrokken, waarbij de andere ampul en de utriculus meegaan. Vervolgens wordt de achterste benige ampul geopend, waarna de vliezige ampul wordt verwijderd. De kop wordt nu een weinig gedraaid, zodat het mogelijk is het dieper liggende gedeelte te overzien. Een fijn gebogen haakje wordt in de opening naar de pars inferior gebracht en hiermee worden cochlea en sacculus uitgetrokken. Eventueel wordt de columella verwijderd.

Reeds vroeger was bij een groot aantal duiven de draai-reactie nagegaan na eenzijdige labirynthexstirpatie. De bevindingen waren steeds dezelfde als bij een aantal duiven, die speciaal daarvoor werden onderzocht. Deze dieren zijn gedraaid op het zgn. „kleine schijfje” (zie hoofdstuk IV). Hierbij werd gebruik gemaakt van een kopkap om optische invloeden uit te schakelen. Er werd uitsluitend gelet op de nanystagmus. Bij iedere duif zijn in onderstaande tabel eerst gegeven de nareactie na draaien naar links, vervolgens die na draaien naar rechts. In het eerste geval ontstaat een ampullopetale stroom in de rechter horizontale booggang. Deze zal volgens EWALD het belangrijkste gedeelte van de nareactie veroorzaken. De tweede nanystagmus zou dus in hoofdzaak uitgaan van de linker horizontale crista. Er werden uitsluitend duiven genomen, die bij voorlopig onderzoek een goede nareactie vertoonden. Er werd  $10\times$  gedraaid in 20 sec. De scheve

stand van de kop na de labyrinthexstirpatie veroorzaakte ook hier moeilijkheden. Deze worden opgelost door aan de kopkap een leidsel te bevestigen, dat aan het doekje, waarin de duif was gewikkeld, werd vastgemaakt. Hierdoor kon de kop bij al deze duiven in een rechte stand worden gehouden.

Opvallend is, dat vlak na de operatie meestal geen, en

Duif	draai-reactie	labyrinth-exstirpatie	draaireactie na operatie				compensatie
			onmiddel- lijk na operatie	na één dag	na één week	na één maand	
401	15'' 18''	R	7'' 13''	6'' 10''	7'' 8''	— —	na 7 maanden
415	14'' 14''	R	— 10''	2''-3'' 10''	6'' 14''	7'' 8''	na 2½ maand 7''-8''
416	16'' 16''	R	± 11''	6'' 8''	7'' 9''	4'' 6''	na 3 maanden 5''
427	12'' 12''	R	— 4''	7'' 11''	8'' 12''	9'' 11''	na 1 jaar nog duidelijk ver- schil, 5'' en 7''
433	16'' 16''	L	8'' 2''	8'' 2''	11'' 9''	15'' 8''	
450	10'' 10''	L	10'' —	8'' 3''	10'' 7''	6'' 6''	na 4 maanden 7''
454	10'' 10''	R	— 6''	6'' 8''	7'' 7''	3'' 7''	na 7 maanden 6''-7''
457	15'' 15''	L	7'' —	8'' 5''	8'' 6''	5'' 6''	na 1 jaar nog verschil
459	15'' 12''	R	2''-3'' 12''	6'' 11''	9'' 11''	6'' 8''	na 1 jaar nog iets verschil 6'' en 8''
462	12'' 15''	L	6'' —	12'' 3''	9'' 6''	8'' 7''	na 8 maanden 10''

bij anderen zeer geringe, nareactie optrad bij een ampullofugale stroming. Slechts bij duif 401 werd onmiddellijk na de operatie een nystagmus van 7 sec. gevonden, veroorzaakt door een ampullofugale stroming. Echter geeft ook de ampullopetale stroom een veel mindere reactie dan voor de operatie. De volgende dag is er een duidelijk herstel, zonder één uitzondering is bij alle duiven nu ook reactie aanwezig, indien de horizontale crista van het aanwezige labirynth wordt geprikkeld door een ampullofugale stroming. De reactie is kort, maar steeds duidelijk aanwezig. Het is moeilijk te geloven, dat na één dag reeds een centrale compensatie zou zijn opgetreden. Het volkomen ontbreken van de reactie bij een ampullofugale stroming vlak na de operatie behoeft er nog niet op te wijzen, dat deze onder normale omstandigheden ook geen effect zou hebben. Het resultaat van de volgende dag plus het feit, dat bij een gedeelte van de duiven onmiddellijk na de operatie wel een reactie aanwezig is, doen veel meer veronderstellen, dat juist het ontbreken van de reactie onmiddellijk na de operatie berust op een centrale stoornis. Een labirynth-exstirpatie is een ernstig trauma voor het centrale zenuwstelsel en men kan zich voorstellen, dat hierdoor vestibulaire centra tijdelijk worden beschadigd. In het verdere beloop wordt het verschil tussen de nareactie opgewekt door een ampullopetale of -fugale stroming over 't geheel steeds geringer. Bij de meeste duiven treedt na enkele maanden een volledige compensatie op, de nareactie is dan naar beide zijden bij de eenzijdig labirynthloze duif volkomen gelijk. De reactie is echter steeds veel minder dan voor de operatie. Bij enkele duiven komt het ook na langere tijd niet tot een compensatie. Waarom dit het geval is, is niet duidelijk. In ieder geval is dit voor het dier van grote betekenis. Want juist de duiven, die deze compensatie niet vertonen, hebben dan gewoonlijk ook nog stoornissen bij het vliegen, zoals deze bekend zijn van de eenzijdig labirynthloze duif. Bij volledige compensatie van de draaireactie zijn ook verder in de regel geen of nog slechts geringe stoornissen bij de duif te vinden.

De bevindingen bij de duif vertonen dus een treffende

overeenkomst met die bij de mens, zoals ze vooral door RUTIN zijn beschreven. En ze geven ook een volkomen bevestiging van de waarnemingen van EWALD. Wij moeten aannemen, dat althans bij de duif de crista van de horizontale booggang reacties geeft naar beide zijden, maar dat de reactie veroorzaakt door de ampullopetale endolymphestroming belangrijk sterker is dan de ampullofugale.

Met de nieuwe opstelling werden 4 eenzijdig labyrintholoze duiven onderzocht. De kopverdraaiing bleek hierbij echter aanleiding te geven tot ernstige moeilijkheden, die door de bevestiging van de draad aan de snavel soms nog werden verergerd. Het is duidelijk, dat bij een scheve stand van de kop draaireacties zeker voor een meer of minder belangrijk gedeelte door de verticale booggangen worden veroorzaakt. Door een meer of minder scheve stand worden zeer wisselende uitkomsten verkregen. Door een steun voor de kop te maken is getracht dit bezwaar zoveel mogelijk te ondervangen. Toch hielp dit niet voldoende.

Uit de verkregen curven waren geen duidelijke resultaten te trekken. Er is helaas verzuimd om gebruik te maken van dezelfde methode als bij de kleine schijf, kopkap + leidsel, waardoor de kop recht wordt gehouden.

### Doorsnijding van een horizontale booggang.

De voorzichtige doorsnijding van één booggang geeft een uitval van de betreffende crista (HUIZINGA). Het voordeel om op deze wijze de contralaterale crista uit te schakelen is, dat deze operatie veel minder ingrijpend is dan een volledige labyrinthexstirpatie. De verschijnselen, die de duif na deze eenzijdige booggangdoorsnijding vertoont, zijn dan ook zeer gering. Men wordt niet zeer sterk gehinderd door een scheve stand van de kop. Het nadeel is, dat men nooit geheel zeker is van toch nog enige functie, ook in dynamisch opzicht, van de cristae in deze kanaalstompjes. Veel zal afhangen of de afsluiting op den duur benign wordt of vliezig blijft. En verder moet men rekening houden met de aanwezigheid van de verticale booggangen ook aan de geopereerde zijde.

De incisie is dezelfde als bij de labyrinthexstirpatie. Het bot wordt zover weggenomen, dat alleen de horizontale booggang vrij komt te liggen. Onder de loupe wordt dicht bij de ampul een opening in het benige kanaal gemaakt. Met een fijn mesje wordt dan het vliezige kanaal doorgesneden en de beide einden over de wondranden gelegd door middel van een zeer fijne sonde. Vervolgens wordt de huid weer gehecht. Op deze wijze zijn 9 duiven geopereerd. Allen zijn in het donker gedraaid, dus zonder kopkap met de in hoofdstuk IV beschreven proefopstelling. Er werden een groot aantal curven gemaakt. Het onderzoek vond plaats dezelfde dag van de operatie, 3 à 4 dagen later en  $\pm$  1 week na de operatie. De uitkomsten waren voor de ene helft in overeenstemming met de wet van EWALD, bij een groot aantal curven echter niet. Soms was in vergelijking met de tegengestelde draaiing de draainystagmus overeenkomstig EWALD, de nanystagmus echter niet, en omgekeerd.

De meeste van deze duiven zijn ook op de kleine draaischijf onderzocht. De bevindingen kwamen dan geheel overeen met de resultaten verkregen met deze draaischijf bij de eenzijdig labyrinthloze duif. Dat de uitkomsten met het elektrische apparaat zo verschillend waren, kan liggen aan verschillende oorzaken. Misschien is, evenals bij de labyrinthexstirpatie, toch een andere houding van de kop van betekenis. Geconstateerd is dit niet, omdat de proefnemingen in het donker gebeurden. Wel waren de duiven dikwijls onrustig en werden de curven door veel willekeurige bewegingen gestoord. Verder kunnen stoornissen komen door reacties van de cristae in de kanaalstompjes en vooral ook van de verticale booggangen.

Bij een duif is eerst de rechter horizontale booggang doorgesneden en 18 dagen later de linker. Na de eerste operatie reageerde het dier bij gebruik van de kleine draaischijf volgens de wet van EWALD, na 12 dagen toonde het dier geen verschil meer bij rotatie naar rechts en links en leek geheel gecompenseerd. Toen werd de linker horizontale booggang doorgesneden. Hierna ontstond koppendelen en manegegang naar rechts voornamelijk, maar ook naar links. Deze verschijnselen waren 10 dagen na de tweede operatie

verdwenen. Bij onderzoek met de kleine draaischijf was er in beide richtingen nog enige nanystagmus op te wekken. Hieruit blijkt dus wel, dat de verticale booggangen bij deze proefnemingen zeker een rol spelen. In ieder geval waren de resultaten na eenzijdige booggangdoorsnijding met het nieuwe apparaat zeer tegenstrijdig. Een zekere conclusie valt er niet uit te trekken. Dit kan, zoals boven is beschreven, door verschillende omstandigheden worden verklaard. Daarentegen waren de resultaten met de kleine draaischijf en kopkap geheel conform de resultaten, zoals zij in de tabel na eenzijdige labyrinthexstirpatie zijn gegeven.



## HOOFDSTUK VIII

### EIGEN ONDERZOEKINGEN OVER DE OPTOKINETISCHE NYSTAGMUS.

In hoofdstuk III is reeds uitvoerig gesproken over de twee vormen van nystagmus, nl. de „kijk”- en de „staar”-nystagmus. Het is bij de duif zeer moeilijk deze uit elkaar te houden. Wij konden geen proef bedenken, als door DE KLEYN en RADEMAKER bij de hond werd aangegeven. Vele honden hebben een levendige belangstelling voor konijnen, hiervan werd gebruik gemaakt om een kijk-nystagmus op te wekken. Bij onze proeven is de subcorticale staarnystagmus zeer waarschijnlijk van de grootste betekenis. Wij menen, dat onder bepaalde omstandigheden een kijknystagmus ook een rol heeft gespeeld.

De duif is vastgebonden in de in hoofdstuk IV beschreven draaiende trommel, zodat het gehele gezichtsveld beweegt. Fig. 15 geeft een beeld van de optokinetische nystagmus bij een normale duif. Op deze wijze werden 63 curven opgenomen. Het dier zelf staat stil, het gezichtsveld beweegt naar links. De kop begint met een langzame beweging in de richting van de draaiing van het gezichtsveld, daarna een snelle beweging tegengesteld. Deze bewegingen worden geregeld herhaald. Omdat de nystagmus genoemd wordt naar zijn snelle phase, hebben wij dus te doen met een nystagmus naar rechts. Uit de curve blijkt duidelijk, dat de langzame phase geleidelijk sneller wordt. Er is dus enige tijd nodig, voor de nystagmus volledig op gang is. Dikwijls was er een latente periode van enkele seconden na het begin van de optokinetische prikkel, alvorens de nystagmus begon. Verder blijkt uit de curve, dat de kop langzamerhand een stand inneemt links van de mediaanlijn, dus devieert in de draairichting van het gezichtsveld. Deze zelfde beweging werd ook gevonden bij het onderzoek van

de vestibulaire reacties. EWALD vond deze beweging ook bij zijn proefneming en dacht, dat die veroorzaakt werd door de wet der traagheid. Dat het echter ook voorkomt bij de optokinetische nystagmus, als de duif dus stilstaat, wijst er op, dat dit niet het geval kan zijn. Waarschijnlijk is deze beweging, evenals bij de vestibulaire reactie, op te vatten als een cumulatie van de langzame phase van de nystagmus. Wanneer de trommel vlugger draait, wordt de langzame phase van de optokinetische nystagmus ook vlugger. De snelle phase blijft steeds gelijk. Verder wordt de afwijkende stand van de kop in de richting van de draai beweging meer uitgesproken. Hoe sneller zich dus het gezichtsveld beweegt, hoe sneller ook de nystagmus. Op een gegeven moment kan echter de snelheid, waarmee het gezichtsveld beweegt, zo groot worden, dat de beelden vervagen. Er wordt dan geen optokinetische nystagmus meer opgewekt. Wanneer de trommel stopt, gaat de nystagmus, zij het ook met kleinere uitslagen, nog enige tijd door, in dit geval 7 à 8 seconden. De langzame phase is in dezelfde richting als tijdens de rotatie, ook maakt de kop nog een beweging in de draairichting, om na het ophouden van de nanystagmus weer geleidelijk in de mediane stand terug te keren.

Samenvattend zijn de bevindingen dus als volgt:

De optokinetische nystagmus is tegengesteld aan de richting, waarin het gezichtsveld draait. De langzame phase is afhankelijk van de draaisnelheid. Met de nystagmus gepaard gaat een deviatie van de kop in de richting, waarin het gezichtsveld beweegt. De nanystagmus is gelijk gericht aan de draainystagmus. Ook de nanystagmus gaat gepaard aan een deviatie van de kop in de richting, waarin het gezichtsveld beweegt.

Zoals reeds is opgemerkt, is de vestibulaire nanystagmus tegengesteld aan de draainystagmus. Bij duiven, die gedraaid zijn volgens MOWRER, was dit ook mooi waar te nemen, nl. in die gevallen, waarin de rotatie gebeurde in licht en de nareactie plaats vond in donker. De vestibulaire nareactie vertoonde een nystagmus + kopbeweging tegengesteld aan die tijdens de draaiing. Was die uitgewerkt,

dan overschreed de kop de mediaanlijn en er ontstond een nystagmus + kopdeviatie gelijk aan die tijdens de draaiing.

Bij de vestibulaire reacties werd reeds enkele malen opgemerkt, dat de curve van de kopbeweging een golvend verloop had, doordat de kopdeviatie meer of minder sterk is uitgesproken. Dit verschijnsel is bij de optokinetische nystagmus over het algemeen frequenter en duidelijker aanwezig. Een voorbeeld hiervan is reeds op de curve van fig. 9 te zien. Bijzonder fraai is deze golvende beweging op de curve van fig. 16. Duif 599 bevindt zich in rust in licht. Er wordt een optokinetische nystagmus opgewekt, doordat de trommel naar links draait. Men ziet op de curve, dat na een korte latente periode van enkele seconden de kop-nystagmus begint. De kop wijkt tegen de regel in eerst iets naar rechts. De oorzaak is misschien, dat de kop in het begin van de draaiing naar links werd gehouden. Daarna volgt een sterke deviatie naar links met voortdurende nystagmusslagen naar rechts. Wij zien dan tot driemaal toe, hoe de kop weer in belangrijke mate naar de mediaanlijn terugslaat. Dit zijn geen willekeurige bewegingen, daarvoor is de curve ook te regelmatig.

De optokinetische nystagmus is ook bij 5 duiven in *zijligging* onderzocht. Fig. 17 geeft een typisch beeld van een dergelijke curve. De duif ligt op de rechter zijde. De trommel draait naar links, in dit geval dus van de snavel af rugwaarts. De nystagmus bestaat nu uit een langzame phase naar boven en een snelle phase naar beneden. Verder is er een kopdeviatie naar boven. De nareactie is gelijk gericht aan de draaireactie, waarbij ook een deviatie van de kop optreedt in de richting van de langzame phase. In dit geval duurt de nareactie vrij lang,  $\pm 10$  seconden.

De optokinetische nystagmus beweegt zich steeds in het vlak, waarin het gezichtsveld draait. Verder zijn de verschijnselen precies als bij draaiing in het horizontale vlak. Dit is dus een volkomen bevestiging van de resultaten van VISSER. Door MOWRER zijn, voor zover mij bekend, geen onderzoekingen in *zijligging* gedaan.

Bij enkele der gedecerebreerde duiven werd de opto-kinetische nystagmus nagegaan. Steeds werd hetzelfde resultaat verkregen, als wordt weergegeven door de curve van fig. 18. Deze duif is eerst in normale toestand onderzocht. Hij vertoonde toen een flinke nystagmus met grote uitslagen tijdens de draaiing. De nareactie was zeer gering. Na decerebratie valt op, dat de latente periode in het begin van de rotatie langer is dan bij de normale duif. De uitslagen zijn aanvankelijk nauwelijks te zien, zij worden geleidelijk groter, zij blijven echter veel kleiner dan bij het normale dier. De kopdeviatie is aanwezig, eveneens het undulerend verloop. Dit is dus niet van de cortex cerebri afhankelijk. Opvallend is, dat er nu een vrij lange nanystagmus is,  $\pm 5$  sec. Dit laatste kan misschien worden verklaard uit het feit, dat het dier niet in staat is zijn blik op een punt in de omgeving te fixeren. Er is hier geen kopdeviatie. Zoals reeds vroeger is opgemerkt, is bij het ontbreken van de kopdeviatie de nystagmus in de regel meer uitgesproken.

De lange latente periode en de kleine uitslagen maken toch waarschijnlijk, dat bij het normale dier de kijk-nystagmus wel van invloed is. In deze curve hebben wij uitsluitend te maken met de staarnystagmus.

In tegenstelling met de mens heeft de duif een volledige kruising van de N.opticusvezels in het chiasma. Wanneer bij een duif één oog wordt bedekt, valt de helft van het gezichtsveld uit en ontstaat dus een hemianopsie. Bij 15 duiven zijn enige curven gemaakt, waarbij één oog werd bedekt.

Fig. 19 geeft een curve van een dergelijke duif, hier is het rechter oog uitgeschakeld. Het gezichtsveld beweegt naar rechts. De nystagmus begint geleidelijk met kleine uitslagen en in langzaam tempo. De snelheid en de grootte van de nystagmusbewegingen nemen geleidelijk toe. Verder is er een duidelijke kopdeviatie in de richting van de langzame phase. Wanneer de trommel tegengesteld draait, is het beeld totaal anders, zoals blijkt uit fig. 20. De kopdeviatie is wel aanwezig, maar in geringere mate dan in de vorige curve. Er is slechts een aanduiding van een zeer trage

nystagmus. Uit deze curven blijkt dus, dat een in nasale richting bewegend gezichtsveld het meeste effect heeft. Bij een beweging in tegengestelde richting treedt nauwelijks enige nystagmus op.

Deze proef is 17 maal herhaald bij verschillende duiven. 11 maal trad dit verschijnsel op; 5 maal trad geen optokinetische nystagmus op, als wij een aan één zijde open-gelaten kopkap gebruikten. Het ging dan wel, als een vochtig watje met een pleister op een oog werd bevestigd. Eenmaal was het resultaat dubieus. 8 maal bleek de reactie bij beweging van het gezichtsveld van lateraal naar mediaal ook verminderd te zijn in vergelijking met curven genomen met beide ogen onbedekt.

Frappant is, dat van twee zo totaal verschillende organen als netvlies en vestibulum precies dezelfde reacties, nl. nystagmus en kopdeviatie, kunnen worden opgewekt. Wanneer een duif met intacte visus om een verticale as wordt gedraaid, bijvoorbeeld naar rechts, dan beweegt het gezichtsveld van rechts naar links en hierbij geeft dus het rechter oog de meeste reactie. Tevens is in de rechter canalis horizontalis een ampullopetale endolymphestroming en reageert dus ook dit labyrinth het meest. Bij de optokinetische reacties zien wij dus net zo iets als de wet van EWALD voor de horizontale booggang. Rechter oog en rechter vestibulum vormen in dezen dus een functionele eenheid.

Bij 8 duiven, waarbij een horizontale booggang was doorgesneden, werden de optokinetische reacties nagegaan. Fig. 21 toont de reactie van een duif, die rechtszijdig is geopereerd. De trommel draait naar rechts. Er is een duidelijke nystagmus met tamelijk kleine uitslagen, ook is er een kopdeviatie naar rechts. Wanneer de trommel naar links beweegt, is, zoals op fig. 21 is te zien, in het geheel geen reactie aanwezig. Er is misschien een spoor van kopdeviatie, maar er is in 't geheel geen nystagmus. Deze curve is opgenomen 2 dagen na de operatie. Niet altijd is het verschil zo duidelijk. Soms is er alleen een verschil in grootte van de nystagmusbewegingen, maar een duidelijk

verschil tussen rechts en links is er steeds. Deze proef is ook genomen met een duif, waarbij eenzijdig het labyrinth was verwijderd. Ook deze vertoonde hetzelfde verschijnsel. Eenzijdige booggangdoorsnijding heeft dus hetzelfde effect als een hemianopsie aan de overeenkomstige zijde. Dit wijst weer op de nauwe samenhang tussen oog en vestibulum. Het verschil in optokinetische nystagmus na booggangdoorsnijding is het duidelijkst vlak na de operatie. Soms is er de volgende dag al compensatie. Bij enkele duiven bleef het langer bestaan en was het na een week nog aan te tonen. Belangrijk is, dat op deze wijze opnieuw de nauwe samenhang tussen de vestibulaire nystagmus en de subcorticale vorm van de optokinetische nystagmus kon worden aangetoond.

## SAMENVATTING

In een historische inleiding (hoofdstuk I) over de physiologie van het booggangapparaat wordt er nog eens op gewezen, hoe onderzoekingen bij de duif hier vooral van grote betekenis zijn geweest. Nieuwe experimenten bij lagere dieren, waarbij actiestromen van de *N. ampullaris* worden afgeleid, geven een bevestiging van opvattingen, die door onderzoekingen bij duiven werden verkregen.

Daarna volgt een overzicht van de draaireactie bij de normale duif (hoofdstuk II). De optokinetische nystagmus wordt besproken, speciale aandacht wordt gewijd aan de onderzoekingen bij duiven (hoofdstuk III). De proeven van MOWRER, die duiven draaide onder verschillende omstandigheden van licht en donker, worden uitvoerig behandeld. Hierdoor ontstaan verschillende combinaties van vestibulaire en optokinetische reacties. Voor het maken van curven van de kopbewegingen van de duif is een apparaat ontworpen (hoofdstuk IV), die in hoofdzaak is ontleend aan MOWRER en VISSER. Door gebruik te maken van een draaitrommel volgens VISSER kon in het volgende hoofdstuk een uitbreiding aan de onderzoekingen van MOWRER worden gegeven. Er werd aandacht gewijd, zowel aan de kopnystagmus als aan de kopdeviatie. De resultaten van MOWRER werden bij een uitgebreid onderzoek bijna volkomen bevestigd. MOWRER kon nog geen rekening houden met het feit, dat bij de optokinetische nystagmus een staar- en een kijknystagmus bestaan. Beide zijn vermoedelijk van betekenis bij de duif.

Bij de draaireactie versterken de vestibulaire en de optokinetische nystagmus elkaar. Er bestaat ook een optokinetische nareactie. Deze is tegengesteld aan de vestibulaire nareacties, zodat na het draaien de reacties elkaar tegenwerken.

Het bleek, dat de duur en ook de intensiteit van de

vestibulaire reacties zeer uiteenlopen bij de verschillende duiven. Dit is ook het geval bij onderzoek van dezelfde duif op verschillende tijdstippen en onder verschillende omstandigheden. De betekenis van de cortex cerebri hierbij is duidelijk, bij gedecerebreerde duiven zijn deze opmerkelijke verschillen niet te vinden.

In hoofdstuk VI worden de resultaten beschreven bij de gedecerebreerde duif. De vestibulaire reacties zijn hierbij veel sterker uitgesproken in zoverre, dat de kopnystagmus intensiever en langer van duur is. Daarentegen is de kopdeviatie minder sterk. Deze samenhang werd ook reeds opgemerkt bij normale duiven. Dit kan door een verandering in de tonus van de halsspieren worden verklaard. Verondersteld wordt, dat dit verschijnsel overeenkomt met de versterking van de nystagmus bij de mens bij kijken in de richting van de snelle phase.

De optokinetische nystagmus is bij de gedecerebreerde duif minder sterk dan bij de normale. Dit is dus in tegenstelling met de vestibulaire nystagmus. Het is mogelijk, dat het uitvallen van de kijknystagmus hierbij een rol speelt.

In hoofdstuk VII worden de resultaten besproken na eenzijdige labyrinthexstirpatie en doorsnijding van één horizontale booggang. Hierbij werden om bepaalde technische redenen geen duidelijke curven verkregen. Daarentegen waren de resultaten met een kleine draaischijf, waarmee het verloop van de nystagmus werd nagegaan, zeer duidelijk. Zij gaven voor de horizontale booggang een bevestiging van de tweede wet van EWALD. Hier geeft kort na de operatie de ampullopetale stroming een sterkere prikkel dan de ampullofugale. Bij de meeste duiven treedt na verscheidene maanden een volledige compensatie op. De draaireactie is dan naar beide zijden gelijk, maar steeds korter dan bij de normale duif. Soms is na lange tijd nog geen compensatie opgetreden. In dit geval zijn bij de duif ook steeds andere stoornissen (slecht vliegen) te vinden. Het vraagstuk van de centrale compensatie is zeker van grote betekenis.

In hoofdstuk VIII worden eigen onderzoeken over de optokinetische nystagmus behandeld. Deze kon met



behulp van de trommel van VISSER zeer duidelijk worden opgewekt zowel bij de normale als bij de gedecerebreerde duif. Er werden ook een aantal duiven in zijligging onderzocht. De resultaten van VISSER werden hierbij bevestigd.

Het bedekken van één oog had een duidelijke invloed. Een beweging van het gezichtsveld in de richting van de snavel had dan meer effect dan een beweging in tegen-gestelde richting. Eenzijdige booggangdoorsnijding had een gelijksoortig effect op de optokinetische nystagmus als het wegvallen van het oog aan dezelfde zijde. Hieruit blijkt ook weer de innige samenhang tussen de vestibulaire en de subcorticale vorm van de optokinetische nystagmus (staar-nystagmus van TER BRAAK). Hoewel bij de duif een ~~hijk~~ nystagmus niet direct is aan te tonen, wordt toch verondersteld, dat deze bij de verschillende experimenten van betekenis is geweest.

## SUMMARY.

In a historical survey (chapter I) on the physiology of the semicircular system, stress is laid upon the importance of previous research in this field, using pigeons as experimental animals. New experiments on lower animals, in which action currents were derived from the n.ampullaris support the concepts which resulted from experiments on pigeons.

In chapter II the rotatory nystagmus in the normal pigeon is discussed.

Chapter III deals with the optokinetic nystagmus, especially with the experiments on pigeons. MOWRER's experiments who rotated pigeons in different conditions of light and dark are treated in detail. In these circumstances different combinations of vestibular and optokinetic reactions occur. To make curves of the motions of the pigeon's head I designed an apparatus that is mainly based upon the work of MOWRER and VISSER (chapter IV).

The scope of MOWRER's investigations could be widened by making use of VISSER's rotating drum (chapter V). Both head nystagmus and head deviation were studied. MOWRER's results were almost completely confirmed in a more detailed investigation. MOWRER could not yet reckon with the fact that in optokinetic nystagmus a „Stier“- and a fixation nystagmus co-exist. In pigeons both are probably of importance.

During rotation the vestibular and optokinetic nystagmus reinforce each other. After rotation has ceased an optokinetic afterreaction in an opposite direction to the vestibular afterreaction occurs. The reactions now counteract each other.

The duration and the intensity of the vestibular reactions appeared to differ widely in different pigeons. The same holds good in experiments on the same pigeon at different

times and in different conditions. The importance of the cortex cerebri is clear, in decerebrated pigeons these remarkable differences are absent.

Chapter VI describes the results in the decerebrated pigeon. The vestibular reactions are here far more pronounced, in as much as the head nystagmus is more intensive and of longer duration. The deviations of the head, however, is less pronounced. The same relation had already been observed in normal pigeons too, it may be explained by changes in the tonus of the muscles of the neck. Probably this phenomenon is analogous with the intensification of the nystagmus in man by looking in the direction of the swift component.

In contrast with the vestibular nystagmus the optokinetic nystagmus in the decerebrated pigeon is less pronounced than in the normal animal. It is possible that the absence of the fixation nystagmus plays a rôle in the causation of this phenomenon.

In chapter VII the results after unilateral extirpation of the labyrinth and after section of one horizontal canal are discussed. Through certain technical difficulties it was impossible to obtain satisfactory curves. The results were however very clear with a small rotating disc, with which the course of the afternystagmus was studied. For the horizontal canal they confirmed EWALD's second law. In these conditions the ampullopetal current, shortly after the operation, gives a stronger stimulus than the ampullofugal current. In most pigeons a complete compensation is reached after several months. The reaction on rotation is then equal in both directions, but always shorter than in the normal pigeon. Sometimes no compensation appears even after a long time. In that case one finds other disorders (difficulty in flying) too. The question of central compensation is certainly very important.

Chapter VIII deals with original investigations on the optokinetic nystagmus. This could be provoked very clearly by the use of VISSER's drum, as well in normal as in decerebrated pigeons. A number of pigeons were examined, lying in lateral position and VISSER's results were confirmed.

Covering of one eye had a pronounced influence. A movement of the field of vision in the direction of the bill had more effect than a movement in the opposite direction. Unilateral section of a semicircular canal had the same effect on the optokinetic nystagmus as covering of the eye on the same side. From this the narrow relation between the vestibular and the subcortical form of optokinetic nystagmus is again clear. („Stier“-nystagmus of TER BRAAK).

Although fixation nystagmus cannot be demonstrated in pigeons the supposition is nevertheless reasonable that it has been of importance in several experiments.

## RÉSUMÉ.

Dans une introduction sur l'histoire (chap. Ier) de la physiologie des canaux semi-circulaires, nous attirons encore une fois l'attention sur la grande importance qu'ont eue, à ce sujet, les recherches effectuées sur le pigeon. Suit un aperçu de la réaction rotatoire chez le pigeon normal (chap. II). Nous discutons du nystagmus optokinétique et nous étudions spécialement les recherches faites chez des pigeons (chap. III). Les expériences de MOWRER, qui faisait tourner des pigeons dans des circonstances différentes de lumière et d'obscurité, sont traitées en détail. Ceci provoque des combinaisons différentes de réactions vestibulaires et optokinétiques. Nous avons conçu un appareil pour dessiner les courbes des mouvements de la tête du pigeon (chap. IV). Cet appareil est surtout emprunté à MOWRER et à VISSER. En utilisant la boîte optokinétique d'après VISSER, nous avons pu, dans le chapitre suivant, développer plus amplement les recherches de MOWRER. Le nystagmus de la tête aussi bien que la déviation ont attiré notre attention. Des recherches étendues ont presque entièrement confirmé les résultats obtenus par MOWRER. Cependant MOWRER n'était pas encore au courant du fait que dans le nystagmus optokinétique on peut distinguer d'après TER BRAAK un „Schaunystagmus" (cortical) et un „Stiernystagmus" (subcortical). Probablement tous deux ont leur importance chez le pigeon.

Pendant la rotation les nystagmus vestibulaires et optokinétiques se renforcent réciproquement. Il y a aussi une réaction optokinétique postrotatoire. Celle-ci s'oppose aux réactions vestibulaires postrotatoires, de sorte qu'après les rotations les réactions agissent en sens contraire.

Nous avons constaté que la durée, aussi bien que l'intensité, des réactions vestibulaires varie beaucoup chez les différents pigeons. Le même cas se présente en exami-

nant un même pigeon à des moments différents et dans des circonstances différentes. Ici l'importance du cortex cérébral est évidente, tandis que ces remarquables différences ne se constatent pas chez les pigeons décérébrés.

Le chapitre VI décrit en détail les résultats obtenus chez le pigeon décérébré. Ici les réactions vestibulaires sont beaucoup plus prononcées, en ce sens que le nystagmus de tête y est plus intense et de plus longue durée. Par contre la déviation de la tête est moins grande. Ce fait nous l'avons déjà remarqué chez les pigeons normaux. Cela peut s'expliquer par une modification de la tonicité des muscles du cou. Nous supposons que ce phénomène correspond au renforcement du nystagmus chez l'homme regardant dans la direction de la phase rapide.

Le nystagmus optokinétique est moins fort chez le pigeon décérébré que chez le sujet normal. Cela est donc en contradiction avec le nystagmus vestibulaire. Il est possible que la disparition du „Schaunystagmus" y soit pour quelque chose.

Au chapitre VII nous discutons les effets d'une extirpation unilatérale du labyrinthe et les résultats après section d'un des canaux semi-circulaires horizontaux. Pour certaines raisons d'ordre technique nous n'avons pu obtenir dans ce cas des courbes exactes. Bien justes étaient au contraire les résultats obtenus au moyen d'un petit disque avec lequel nous avons vérifié les résultats successifs du nystagmus postrotatoire. Quant aux canaux semi-circulaires horizontaux, ils ont confirmé la deuxième loi d'EWALD. Ici le courant ampullipète produit, peu après l'opération, un stimulant plus intense que le courant ampullifuge. Au bout de plusieurs mois une compensation complète se manifeste chez la plupart des pigeons. La réaction rotatoire est alors égale dans les deux directions, mais toujours d'une durée plus courte que chez le pigeon normal. Parfois le phénomène de la compensation ne s'est pas encore manifesté longtemps après. En outre on constate toujours dans ce cas-ci d'autres troubles (l'oiseau vole mal). Le problème de la compensation centrale est certainement d'une grande importance.

Au chapitre VIII nous donnons un compte-rendu de nos propres recherches concernant le nystagmus optokinétique. À l'aide de la boîte optokinétique de VISSER nous avons pu provoquer ces phénomènes d'une façon facile à constater, aussi bien chez le pigeon normal que chez le pigeon décérébré. Nous avons aussi examiné un certain nombre de pigeons couchés sur le flanc. Les résultats obtenus par VISSER se trouvaient confirmés.

En couvrant un des yeux les résultats étaient sensiblement différents. Un mouvement du champ visuel dans la direction du bec, donnait une réaction plus marquée qu'un déplacement dans le sens opposé. La section d'un des deux canaux semi-circulaires horizontaux a sur le nystagmus optokinétique un effet analogue à celui de l'exclusion de l'oeil du même côté. Ceci prouve une fois de plus le rapport étroit entre le nystagmus vestibulaire et la forme sub-corticale du nystagmus optokinétique (le „Stiernystagmus" de TER BRAAK). Quoiqu'il ne soit pas possible de prouver directement l'existence d'un „Schaunystagmus" chez le pigeon, nous supposons cependant que celui-ci a joué un certain rôle dans les différentes expériences.

## ZUSAMMENFASSUNG.

In einer historischen Einleitung (I. Kap.) über die Physiologie des Bogengangsapparates haben wir noch einmal auf die grosse Bedeutung hingewiesen, welche die diesbezüglichen Untersuchungen bei der Taube gehabt haben. Darauf folgt eine Uebersicht über die Drehreaktion bei der normalen Taube (II. Kap.). Sodann besprechen wir den optokinetischen Nystagmus, wobei den Untersuchungen bei Tauben besondere Aufmerksamkeit gewidmet wird. (III. Kap.). Die Tierversuche von MOWRER, der Tauben drehen liess in Licht sowohl als in der Finsternis, werden ausführlich behandelt. Hierdurch entstehen verschiedene Kombinationen vestibulärer und optokinetischer Reaktionen. Um Kurven über die Kopfbewegungen zeichnen zu können haben wir einen Apparat entworfen (IV. Kap.), der in der Hauptsache MOWRER und VISSER zu verdanken ist. Indem wir eine drehende Trommel nach VISSER benutzten, konnten im folgenden Kapitel, MOWRERS Untersuchungen erweitert werden. Sowohl dem Kopfnystagmus als der Kopfdeviation haben wir unser besonderes Augenmerk zugewendet. MOWRERS Ergebnisse haben sich bei einer vielumfassenden Untersuchung fast ausnahmslos bestätigt. MOWRER konnte noch nicht mit der Tatsache rechnen, dass neben dem optokinetischen Nystagmus ein Stier- und Schaunystagmus vorkommen. Beide haben vermutlich ihre Bedeutung bei der Taube.

Bei der Drehreaktion verstärken sich der vestibuläre und der optokinetische Nystagmus. Es gibt auch eine optokinetische Nachwirkung. Diese ist den vestibulären Nachwirkungen entgegengesetzt, so dass die Reaktionen einander nach der Drehung entgegenarbeiten.

Es stellte sich heraus, dass die Dauer sowie die Intensität der vestibulären Reaktionen bei den verschiedenen Tauben sehr verschieden sind. Dies ist auch der Fall bei einer



Untersuchung derselben Taube zu verschiedenen Zeiten und unter verschiedenen Umständen. Die Bedeutung des cortex cerebri hierbei ist deutlich; bei dezerebrierten Tauben lassen sich diese auffallenden Unterschiede nicht feststellen.

Im VI. Kap. werden die Ergebnisse bei der dezerebrierten Taube beschrieben. Die vestibulären Reaktionen sind hier viel stärker ausgeprägt, insofern als der Kopfnystagmus intensiver und von längerer Dauer ist. Dagegen ist der Kopfdeviation weniger stark. Diesen Zusammenhang hatten wir auch bei normalen Tauben schon bemerkt. Dies lässt sich mit einer Aenderung des Halsmuskeltonus erklären. Wir vermuten, dass diese Erscheinung der Verstärkung des Nystagmus beim Menschen, wenn er in der Richtung der schnellen Phase blickt, entspricht.

Der optokinetische Nystagmus ist bei der dezerebrierten Taube weniger stark als bei der normalen. Dies bildet also einen Gegensatz zu dem vestibulären Nystagmus. Möglicherweise spielt der Ausfall des Schaunystagmus eine Rolle dabei.

Im VII. Kap. werden die Ergebnisse besprochen nach einseitiger Labyrinthexstirpation und Durchschnitt eines horizontalen Bogenganges. Es ist uns dabei aus bestimmten technischen Gründen nicht gelungen eine deutliche Kurve zu bekommen. Dagegen waren die Ergebnisse mit einer kleinen Drehscheibe, mit der der Verlauf des Nachnystagmus beobachtet wurde, sehr deutlich. Sie ergaben für den horizontalen Bogengang eine Bestätigung des zweiten EWALDSchen Gesetzes. Hier gibt kurz nach der Operation die ampullipetale Strömung einen stärkeren Reiz als die ampullifugale. Bei den meisten Tauben tritt nach mehreren Monaten eine vollständige Kompensation ein. Die Drehreaktion ist dann nach beiden Seiten dieselbe, aber immer kürzer als bei der normalen Taube. Manchmal ist nach langer Zeit noch keine Kompensation eingetreten. In diesem Falle sind bei der Taube auch immer andere Störungen (schlechtes Fliegen) zu bemerken. Die Frage der zentralen Kompensation ist zweifelsohne von grosser Bedeutung.

Im VIII. Kap. behandeln wir eigene Untersuchungen über den optokinetischen Nystagmus. Dieser konnte mit Hilfe der drehenden Trommel nach VISSER, bei normalen sowie bei dezerebrierten Tauben deutlich erregt werden. Auch wurde eine Anzahl Tauben in Seitenlage untersucht. Die Ergebnisse von VISSER wurden dabei bestätigt.

Das Bedecken eines Auges hatte einen deutlichen Einfluss. Eine Bewegung des Sehfeldes in der Richtung des Schnabels hatte dann mehr Wirkung als eine Bewegung in entgegengesetzter Richtung. Einseitiger Durchschnitt eines Bogenganges hatte eine ähnliche Wirkung auf den optokinetischen Nystagmus wie der Ausfall des Auges an derselben Seite. Hieraus geht auch wieder der enge Zusammenhang hervor zwischen der vestibulären und der subkortikalen Form des optokinetischen Nystagmus (Stiernystagmus von TER BRAAK). Wiewohl sich bei der Taube ein Sehnystagmus nicht unmittelbar nachweisen lässt, vermuten wir trotzdem, dass dieser bei den verschiedenen Versuchen eine wesentliche Rolle gespielt hat.

## LITERATUUR.

- ABELS, Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorganen **43**, 268 en 374 (1906).
- ADDAM, Journal of Physiol. **31**, 297 (1880—'82).
- BAGINSKY, Du Bois Raymond Arch. 201 (1881) en 253 (1885).
- BÁRÁNY, Arch. f. Augenheilk. **88**, 139 (1921).
- Monatschr. f. Ohrenheilk. **40**, 193 (1906);
- Monatschr. f. Ohrenheilk. **41**, 477 (1907).
- BARTELS, Zeitschr. f. H. N. u. Ohrenheilk. **5**, 131 (1923).
- Arch. f. Ophthalm. **101**, 299 (1920).
- BAUER und LEIDLER, Arb. a. d. Neurol. Institut der Wiener Universität **29**, 155 (1911).
- BECHTEREW, Pflüger's Archiv **30**, 312 (1883).
- VON BÉKÉSY, Zur Theorie des Hörens.
- Physiol. Zeitschr. **30**, 115 (1929).
- Pflüger's Arch. **236**, 59 (1935).
- BENJAMINS en HUIZINGA, Pflüger's Arch. **217**, 105 (1927).
- Pflüger's Arch. **220**, 565 (1928).
- Pflüger's Arch. **221**, 104 (1928).
- BERTHOLD, Arch. f. Ohrenheilk. **9**, 77 (1875).
- VAN DEN BOORN, Uitgebreid onderzoek bij subjectieve klachten na schedel-traumata. Dissertatie Amsterdam 1942.
- BORNHARDT, Pflüger's Arch. **12**, 471 (1876).
- BORRIES, Acta Oto-Laryngologica, **2**, 398 (1920/'21).
- BÖTTCHER, Arch. f. Ohrenheilk. **9**, 1 (1875).
- TER BRAAK, Arch. Néerl. de Physiol. des hommes et des animaux **XXI**, 309 (1936).
- BREUER, Med. Jahrbuch 1873, 1874 (72) en 1875 (87).
- Pflüger's Arch. **44**, 135 (1889).
- Sitzungsberichte der Math. Naturw. Klass d. Kaiserl. Acad. f. Wissenschaften, Wien **112**, 315, (1903), Abt. 3.
- BRÜNINGS, Deutsch. Otol. Gesellsch. 1910.
- BUYS, Monatschr. f. Ohrenheilk. **XLVII**, 675 (1913).
- BIJLSMA, Acta Brevia Neerl. **II**, 1 (1932).
- BIJTEL, N. T. v. G. 1042 (1943).
- CAUSSÉ, Annales des Maladies des Oreilles etc. **47**, 492 (1928).
- CORDS, Arch. Ophthalm. **117**, 58 (1926).
- CRUM BROWN, Journal of Anat. and Physiol. **VIII**, 327 (1874).
- CYON, Pflüger's Arch. **8**, 306 (1874).
- L'oreille, organe d'orientation etc. Paris, Alcazar 1914.
- DODGE, Journ. of Exper. Psychol. **4**, 247 (1921).

- DODGE, Journ. of Exper. Psychol. **6**, 169 (1923).
- DOHLMAN, Acta Oto-Laryngologica **9**, 53 (1926).
- Acta Oto-Laryngologica **23**, 50 (1936).
- Arch. f. O. N. u. Kehlkopfheilk. **150**, 25 (1941).
- DROOGLEVER FORTUYN en VAN DER WAALS, N. T. v. Gen. 4602 (1940).
- DUNLAP, Journ. of Comparat. Psychol. **1**, 365 (1921).
- VAN EGMOND, JONGKEES en GROEN, N. T. v. Gen. 1793 (1943).
- VAN EUNEN, De reactie van Tullio in verband met de functie van het middenoor. Dissertatie Groningen 1942.
- EWALD, Physiol. Untersuchungen über das Endorgan d. N. VIII.
- Pflüger's Arch. **60**, 492 (1895).
- Zeitschr. f. Brieftaubenk. **15**, 210 (1900).
- FEARING and MOWRER, Journ. of Psychol. **XI**, 133 (1934).
- FLOURENS, Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerv. des animaux vertébrés. II Ed. Paris 1842.
- GAGLIO, Arch. Ital. de biologie **31**, 377.
- GOLTZ, Pflüger's Arch. **3**, 172 (1876).
- VON GRAEFE, Arch. f. Ophthalm. **117**, 174 en 348 (1926).
- Arch. f. Ophthalm. **118**, 103 (1927).
- GRIFFITH, A historical survey of vestib. equilibrium. Univ. of Illinois. Press 1922.
- GRÖBBELS, Pflüger's Arch. **214**, 721 (1926).
- LE HEUX en DE KLEYN, Proc. Kon. Acad. v. Wetenschappen. Amsterdam, **38**, 470 (1935).
- HÖGYES, Über den Nervenmech. d. assoziierten Augenbew. Urban u. Schwarzenberg 1913. Vertaling van MARTIN SUGÁR.
- HUIZINGA, Acta Oto-Laryngologica **14**, 259 (1930).
- Acta Oto-Laryngologica **20**, 76 (1934).
- Acta Oto-Laryngologica **24**, 82 (1936).
- Pflüger's Arch. **224**, 569 (1930).
- Pflüger's Arch. **226**, 709 (1931).
- Pflüger's Arch. **229**, 441 (1932).
- Pflüger's Arch. **229**, 466 (1932).
- Pflüger's Arch. **234**, 665 (1934).
- Pflüger's Arch. **236**, 52 (1935).
- Pflüger's Arch. **237**, 494 (1936).
- Arch. f. O. N. u. Kehlkopfheilk. **145**, 447 (1938).
- JONGKEES, N. T. v. G. 198 (1944).
- JONGKEES en GROEN, Journ. of Lar. and Otol. **61**, 241 (1946).
- KESTENBAUM und CEMACH, Zeitschr. f. H. N. u. Ohrenheilk. **2**, 442 (1922).
- DE KLEYN, Confinia Neurol. **II**, 257 (1939).
- N. T. v. G. 3702 (1938).
- N. T. v. G. 1678, 2389, 3645 (1939).
- N. T. v. G. 185 (1940).
- Revue neurol. **34**, 889 (1927).
- DE KLEYN en RADEMAKER, N. T. v. G. 5529 (1928).

- DE KLEYN en VERSTEEGH, Journ. of Lar. and Otol. **42**, 649 (1927).  
 KÖNIG, Contribution à l'étude expérim. des canaux semi-circulaires.  
 Dissertation Parijs 1897.
- VON KORANYI und LOEB, Pflüger's Arch. **48**, 423 (1891).  
 LEDOUX, Acta Oto-Rhin.Lar. Belgica **3**, 335 (1949).  
 LEIDLER, Handbuch Alexander u. Marburg I, 533 (1924).  
 LOEB, Pflüger's Arch. **116**, 365 (1907).  
 LOEWENSTEIN and SAND, Proc. Royal Society of London **129**, 256 (1940).  
 — Journ. of Exper. Biol. **13**, 416 (1936).  
 LORENTE DE NÓ, Die Labyrinthreflexe auf die Augenmuskeln nach einseitiger  
 Labyrinthexstirpation. Berlin, Wien, 1928.
- MACH, Grundlinien zur Lehre von der Bewegungsempf. Leipzig 1875.  
 MAGNUS, Körperstellung. Berlin 1924.
- MAIER und LION, Pflüger's Arch. **187**, 47 (1921).  
 VON MARIKOWSKY, Pflüger's Arch. **94**, 449 (1903).  
 — Pflüger's Arch. **98**, 284.
- MATTE, Pflüger's Arch. **57**, 437 (1894).  
 MAXWELL, Labyrinth and equilibrium. Philadelphia and London, 1923.  
 J. B. Limpincott Cy.
- MEES TEN OEVER, Een onderzoek naar de functie van de booggangen bij  
 de mens. Dissertation Amsterdam 1947.
- MOWRER, Acta Oto-Laryngologica **22**, 1 (1935).  
 — Compar. psychol. monographs **5**, 45 (1934).  
 — Arch. of Otolaryngol. **19**, 46 (1934).  
 — Annals of Otol., Rhinol., and Laryngol. **43**, 367 (1934).  
 — Journ. of Compar. Psychol. **19**, 177 (1935).  
 — Psychol. Monogr. **47**, 294 (1936).  
 — Journ. of Genetic Psychol. **48**, 383 (1936).
- MULDER, A., Quantitatieve betrekking tusschen prikkel en effect bij het  
 statisch orgaan. Dissertation Utrecht 1908.
- MACNALLY and TAIT, Quarterly Journ. of Exper. Physiol. **23**, 247 (1933).  
 — Philosoph. transactions of the Royal Soc. of London **224**, 241 (1934).  
 OHM, Zeitschr. f. H. N. u. Ohrenheilk. **16**, 259 (1926).  
 — Zeitschr. f. H. N. u. Ohrenheilk. **17**, 521 (1927).
- RADEMAKER, N. T. v. Gen. 3678 (1932).  
 RANKE, Erg. Physiol. **37**, 12 (1935).
- ROELOFS en VAN DER BEND, Arch. f. Augenheilk. **102**, 551 (1930).  
 ROSS, American Journ. of Physiol. **85**, 117 (1936).
- VAN ROSSUM, Gewaarwordingen en reflexen, opgewekt vanuit de half-  
 cirkelvormige kanalen. Dissertation Utrecht 1907.
- RUTTIN, Handbuch *Denker* und *Kahler* Bd. 6.  
 — Verhandl. Deutsch. Otol. Gesellsch. **93** (1914).
- SCHRADER, Pflüger's Arch. **41**, 75 (1887).  
 SPAMER, Pflüger's Arch. **21**, 479 (1880).  
 SPIEGEL e.a., Arch. of Neurol. and Psych. **29**, 1084 (1933).  
 STEFANI, Arch. Ital. de Biol. **40**, 189.  
 STEINHAUSEN, Arch. f. O. N. u. Kehlkopfheilk. **132**, 134 (1932).

- STEINHAUSEN, Pflüger's Arch. **228**, 322 (1931).  
 — Pflüger's Arch. **232**, 500 (1933).  
 — Zeitschr. f. H. N. Ohrenheilk. **29**, 211 (1931).  
 — Zeitschr. f. H. N. Ohrenheilk. **34**, 201 (1933).  
 — Verh. Deutschl. Zool. Gesellsch. **85** (1934).  
 STENVERS, Schweizer. Arch. f. Neur. u. Psych. **14**, 279 (1924).  
 — Acta Oto-Laryngologica **8**, 545 (1925).  
 STRAUZ, aangehaald door TER BRAAK.  
 STROER, Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **110**, 301 (1939).  
 THORNVAL, Exper. Untersuchungen über die Funktionen der Bogengänge und Otolithenapp. Kopenhagen 1927.  
 TULLIO, Das Ohr und die Entstehung v. Sprache u. Schrift.  
 VEITS, Zentralblatt f. H. N. Ohrenheilk. **17**, 481 (1931).  
 VISSER, Optische reacties van duiven zonder groote hersenen. Dissertatie Leiden 1932.  
 WERNER, Das Labyrinth. Thieme, Leipzig 1940.  
 WITTMACK, Arch. f. Ohrenheilk. **114**, 278 (1926).  
 — Arch. f. Ohrenheilk. **115**, 1 (1926).  
 — Arch. f. Ohrenheilk. **117**, 241 (1928).  
 — Arch. f. Ohrenheilk. **120**, 256 (1929).  
 — Arch. f. Ohrenheilk. **123**, 69 (1929).  
 — Arch. f. Ohrenheilk. **124**, 177 (1930).



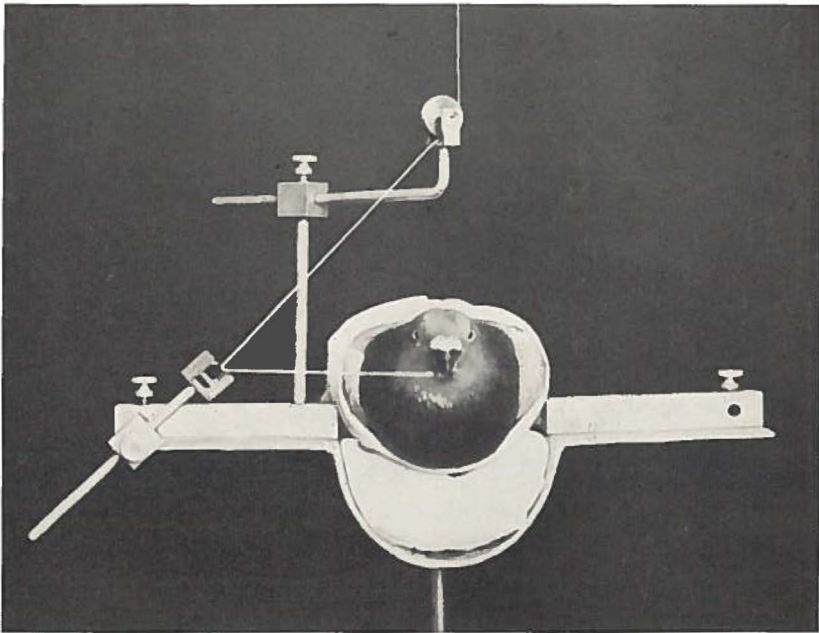


Fig. 1. Duivenhouder volgens MOWRER.

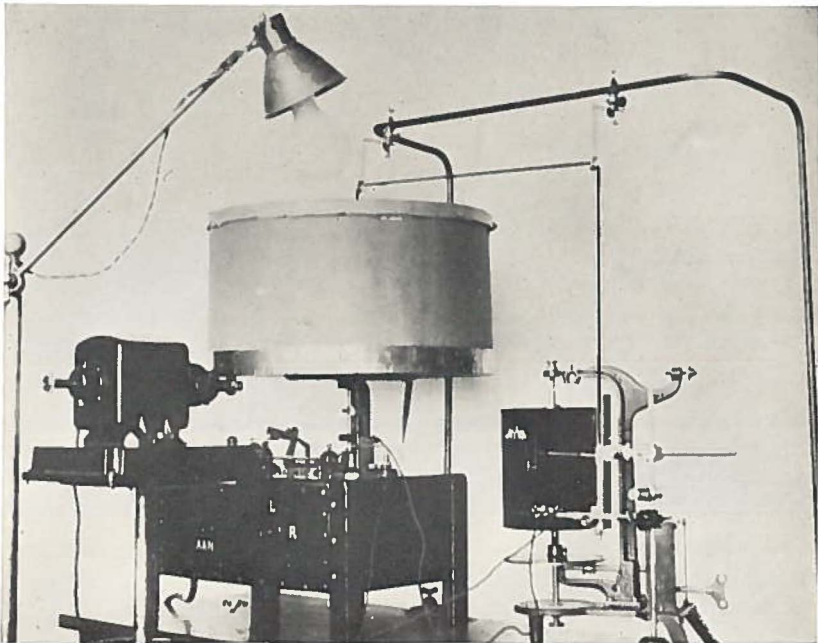


Fig. 3. De proefopstelling.

De draad over de katrolletjes is op de photo duidelijker gemaakt en lijkt daardoor dikker dan in werkelijkheid.



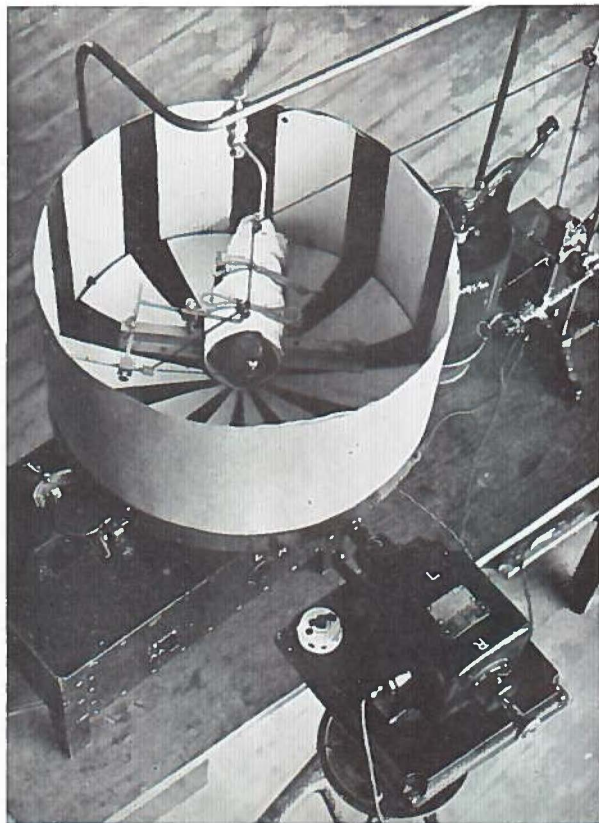


Fig. 4. Proefopstelling.  
De draad is duidelijker gemaakt evenals op fig. 3.

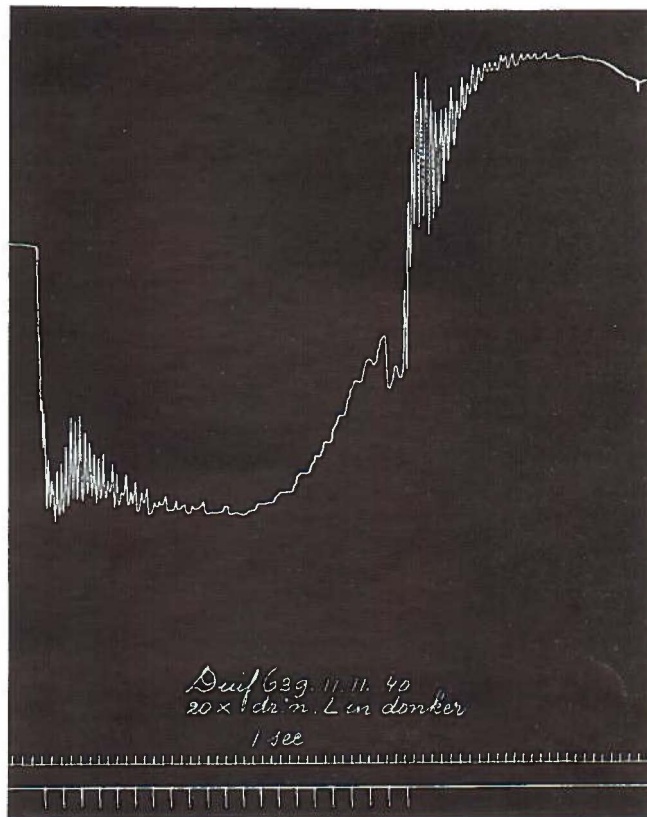


Fig. 6.

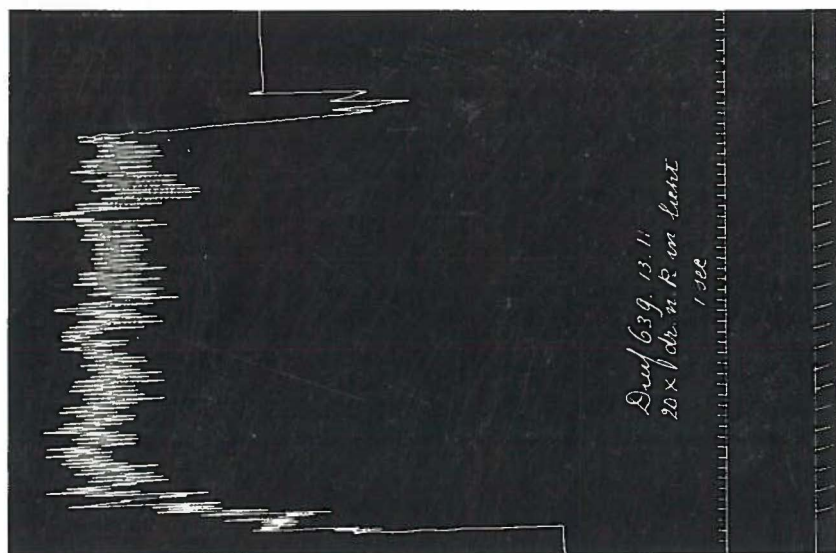


Fig. 7.

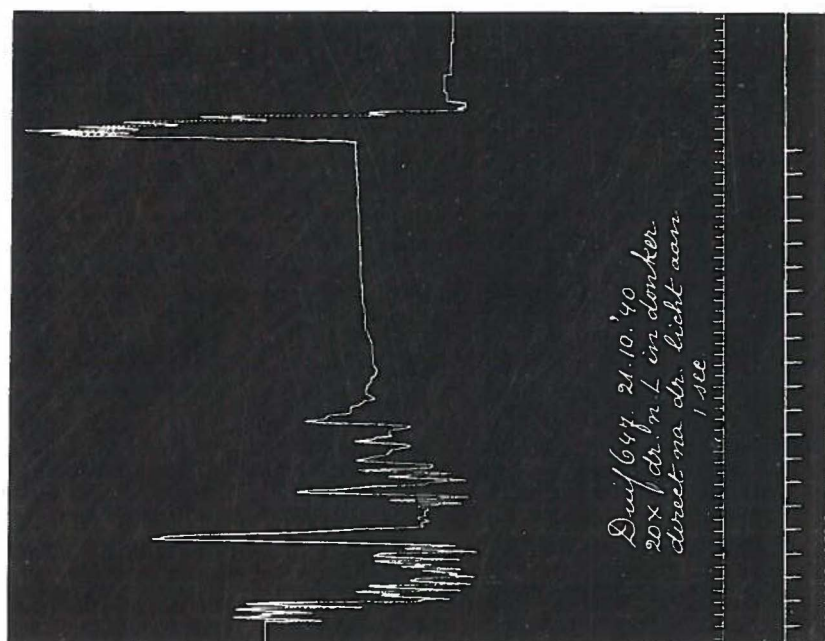


Fig. 8.

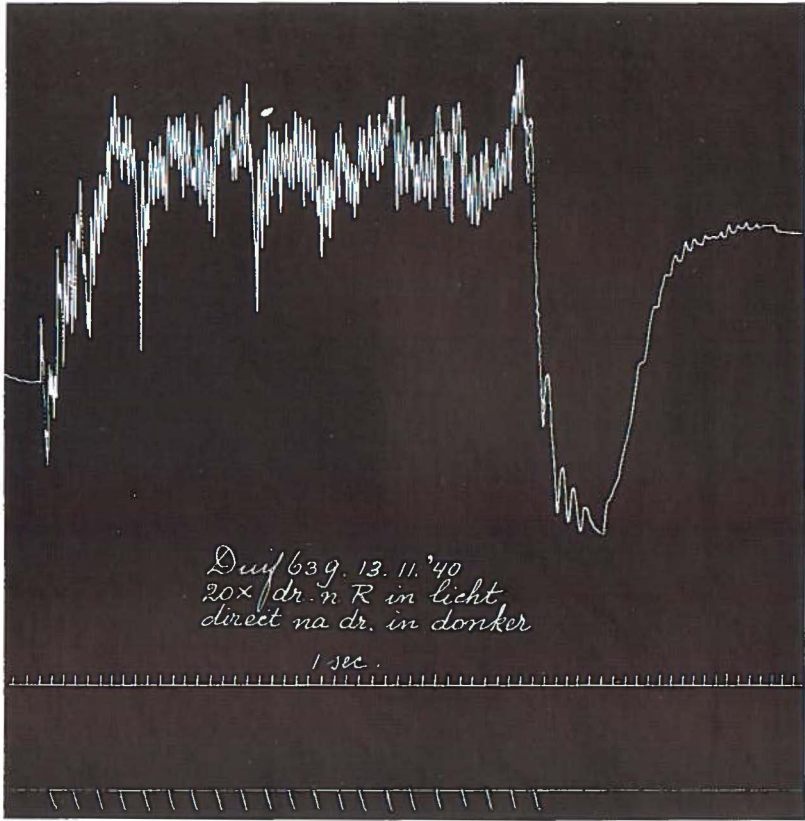


Fig. 9.

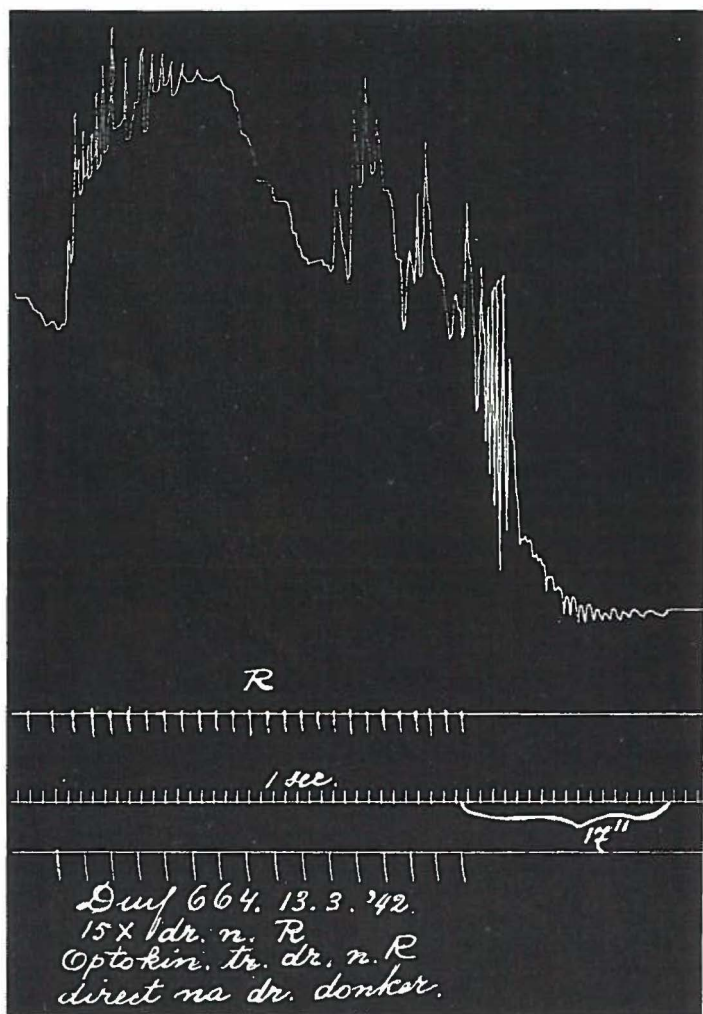


Fig. 10.

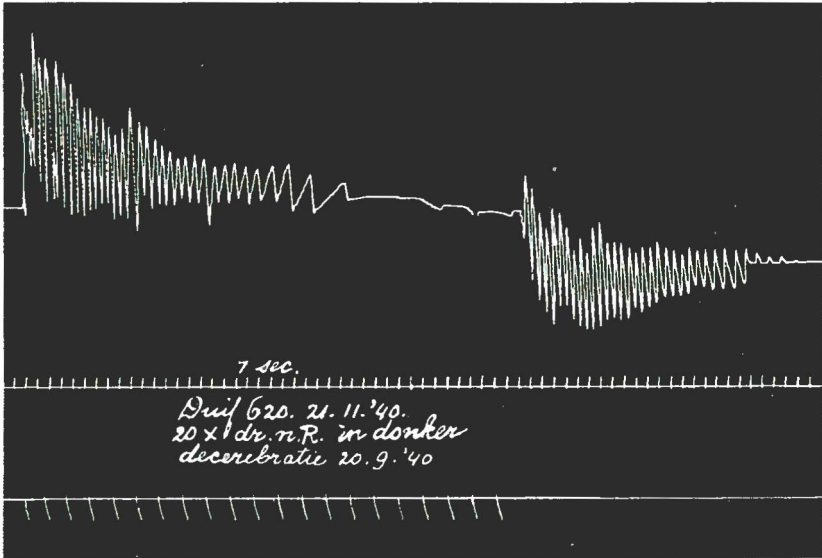


Fig. 11.

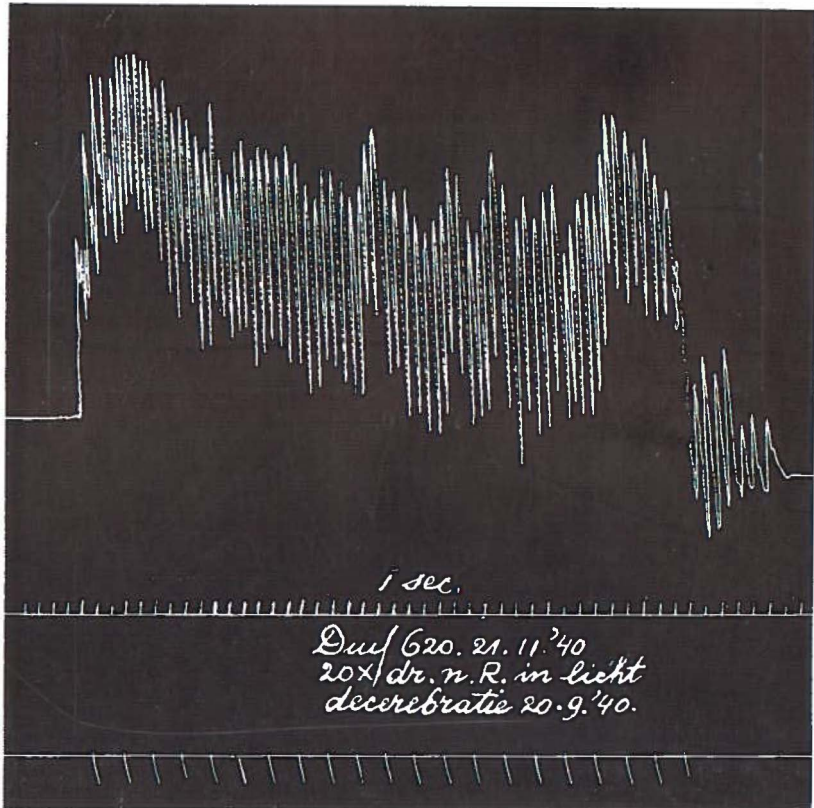


Fig. 12.



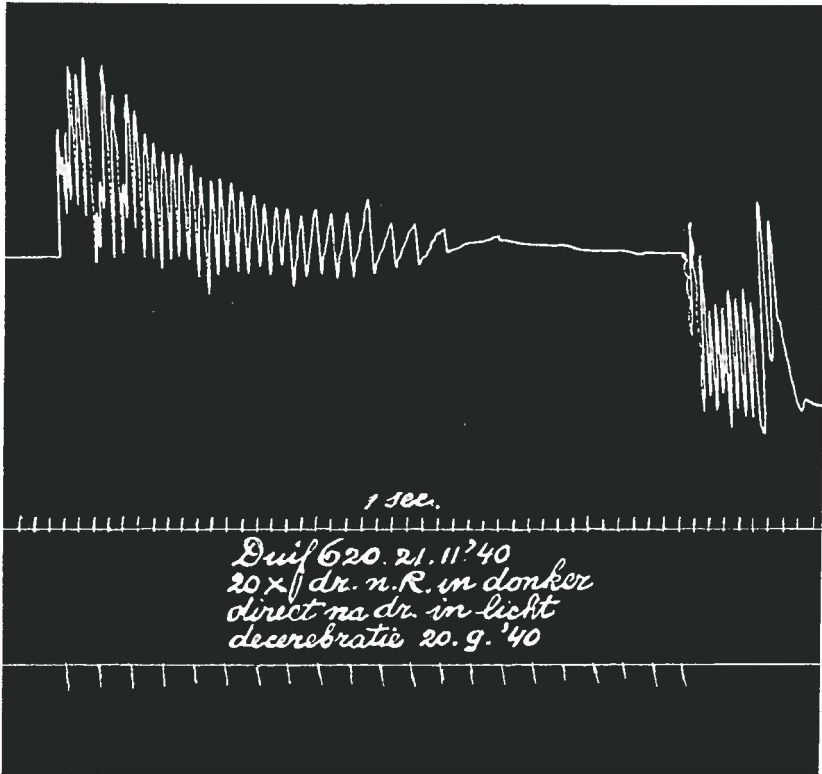


Fig. 13.

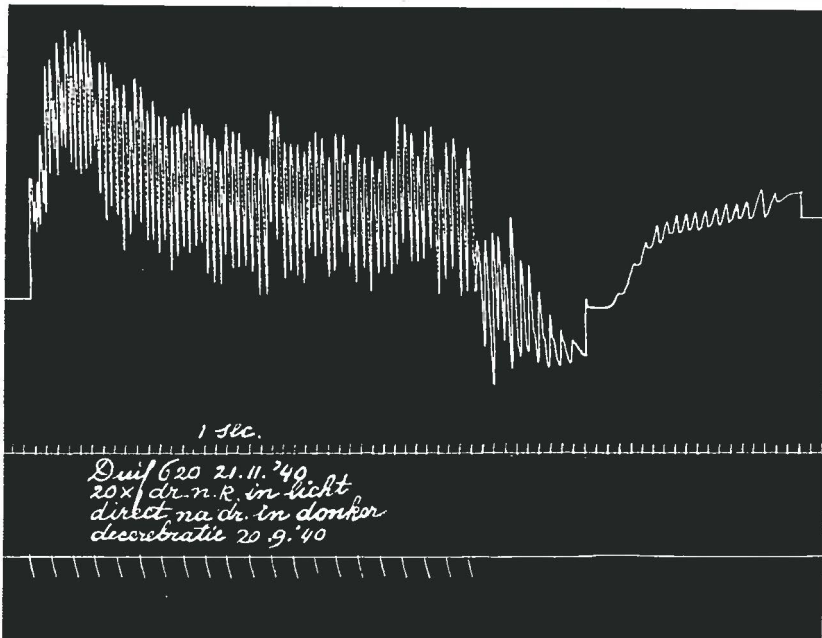


Fig. 14.

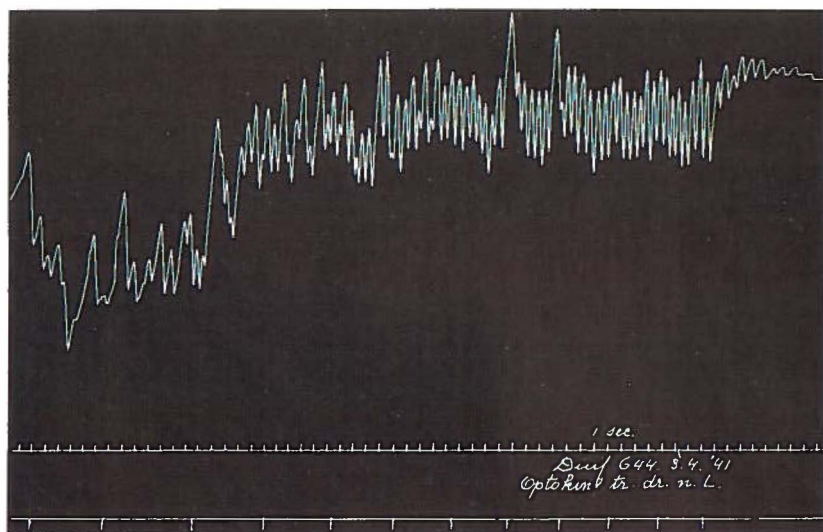


Fig. 15.



Fig. 16.

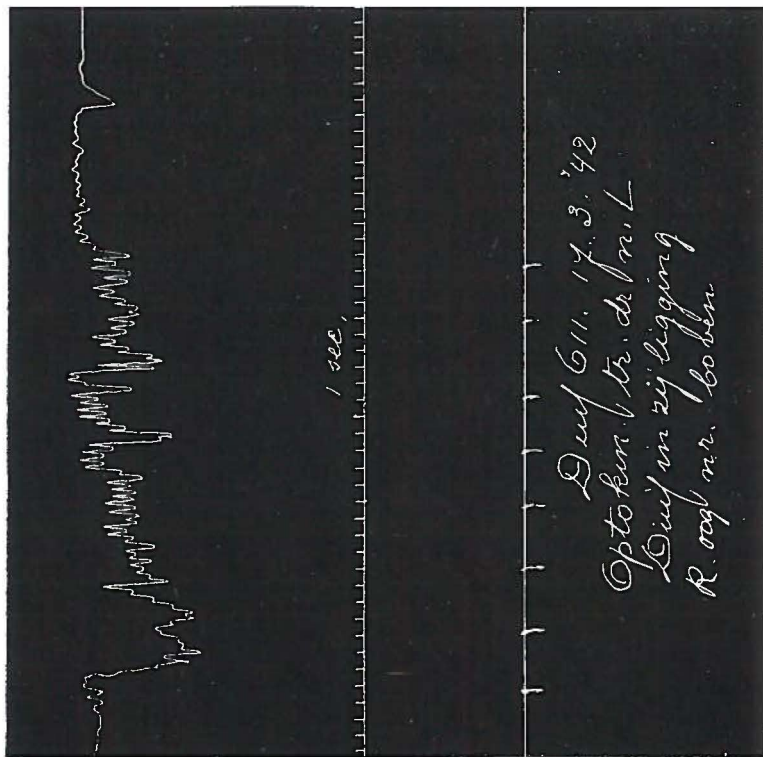


Fig. 17.



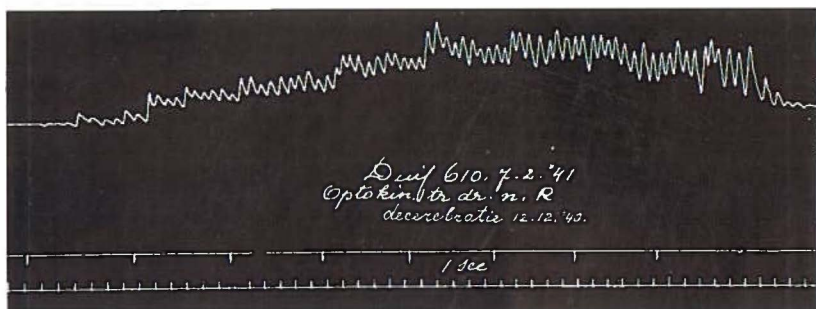


Fig. 18.

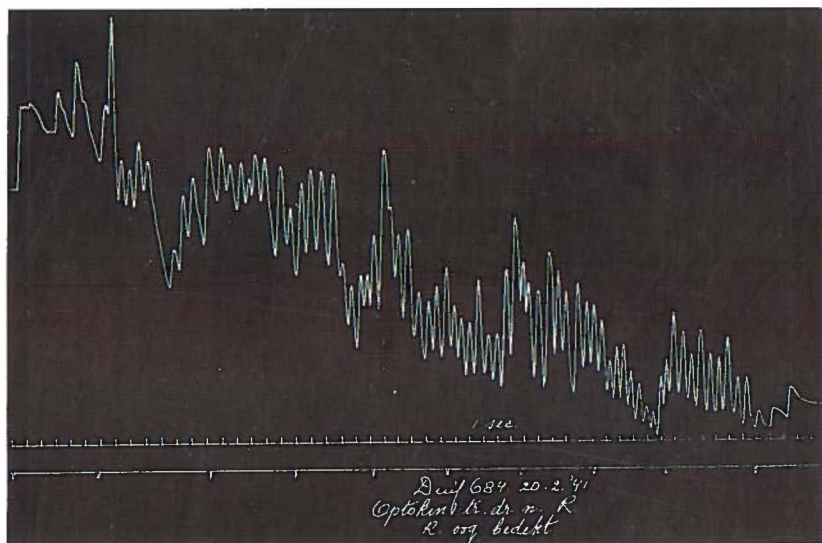


Fig. 19.

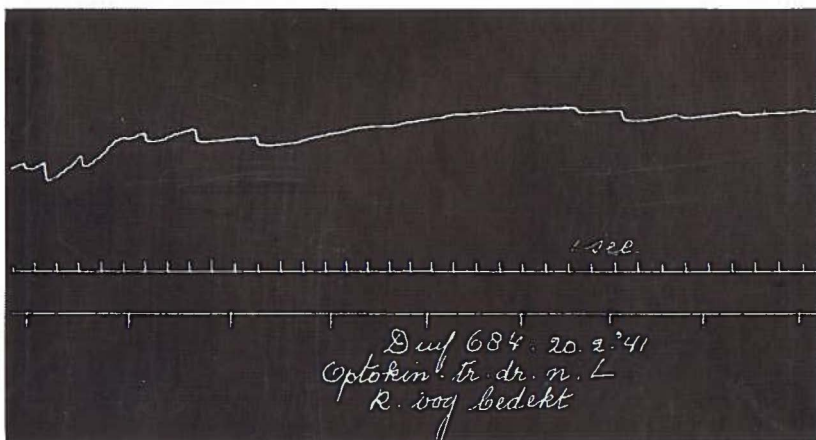


Fig. 20.

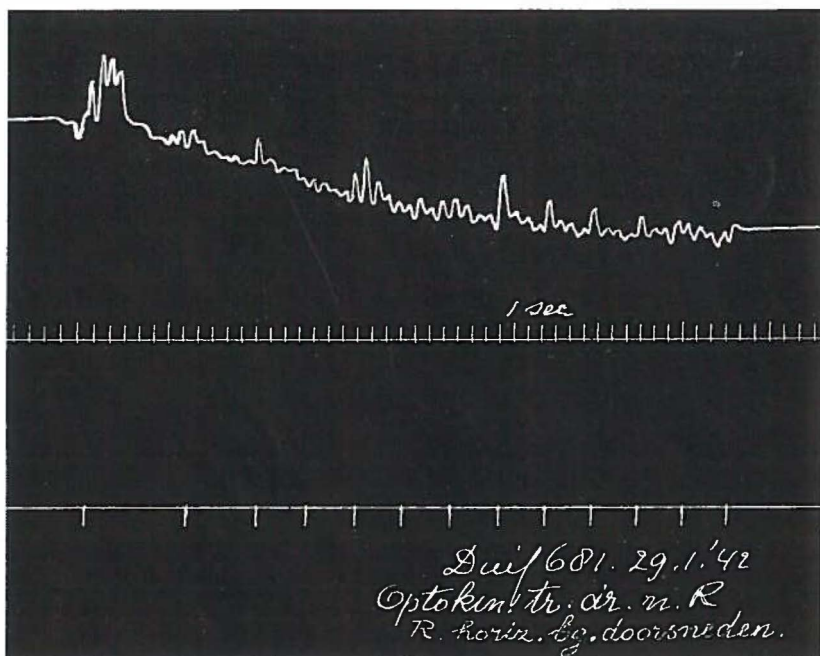


Fig. 21.

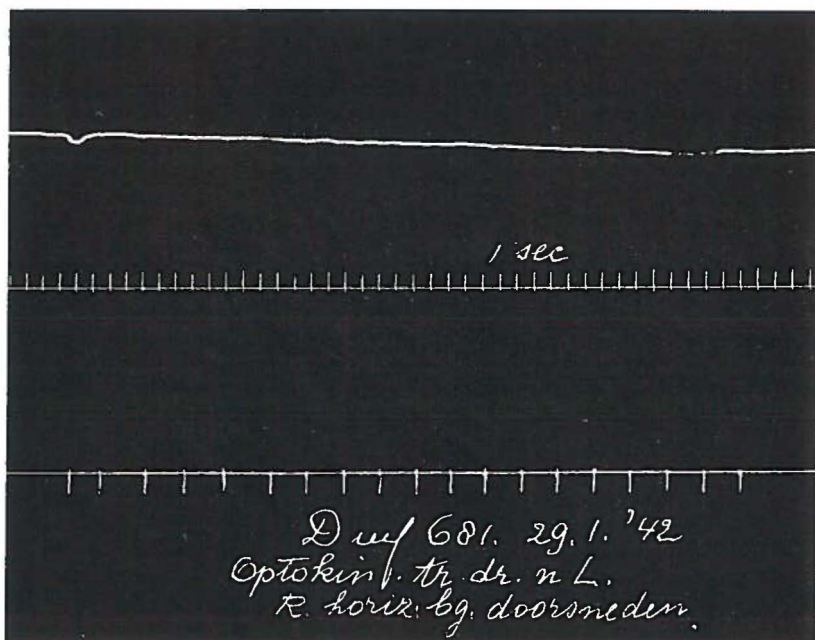


Fig. 22.

